

# INSECTES SOCIAUX

187

BULLETIN DE L'UNION INTERNATIONALE POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX



COMITÉ DE REDACTION

P. H. CHRISTENSEN, K. GÖSSWALD, P.-P. GRASSÉ,  
C. JUCCI, A. RAINIER, T. C. SCHNEIRLA, T. UCHIDA

---

Volume I - Janvier 1954 - Numéro I

MASSON & Cie, ÉDITEURS - PARIS



## INSECTES SOCIAUX

---

Revue consacrée à l'étude de la Morphologie, de la Systématique et de la Biologie des Insectes sociaux.

*Publiée sous les auspices de*

**L'UNION INTERNATIONALE POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX**

---

### COMITÉ DE RÉDACTION

- P. H. CHRISTENSEN, Universitetets Institut for almindelig Zoologi, Universitetsparken 3, Copenhagen, Denmark.
- K. GÖSSWALD, Institut für Angewandte Zoologie der Universität, Würzburg, Röntgenring 10, Würzburg, Deutschland.
- P.-P. GRASSÉ, Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés, 105, boulevard Raspail, Paris-VI<sup>e</sup>, France.
- C. JUCCI, Istituto di Zoologia « L. Spallanzani », Pavia, Italia.
- A. RAIGNIER, 11, rue des Récollets, Louvain, Belgique.
- T. C. SCHNEIRLA, Department of Behaviour, American Museum of Natural History, 79<sup>o</sup> Street Central Park West, New York 24, N.W., U.S.A.
- T. UCHIDA, Zoological Institut Faculty of Sciences, Hokkaido University Sapporo, Japan.
- 

### PRIX DE L'ABONNEMENT POUR 1954

France et Union Française : **3 000 frs.**

Étranger { Dollars U. S. A. : **9,25.**  
              { Francs Belges : **460.**

Également payable au cours officiel  
dans les autres monnaies

Prix spécial pour les membres de l'Union internationale pour l'étude des Insectes sociaux.

France et Union Française : **2 000 frs.**

Étranger { Dollars : **5,75.**  
              { Francs Belges : **286.**

Règlement : a) Chèque sur Paris d'une banque officielle,  
b) Virement par banque sur compte étranger.  
c) Mandat International.

### ADMINISTRATION

---

**MASSON et C<sup>ie</sup>, Éditeurs**

**120, boulevard Saint-Germain, PARIS-VI<sup>e</sup>**

o o

### SECRÉTAIRE

---

**M. G. RICHARD**

**105, Boulevard Raspail, PARIS-VI<sup>e</sup>**

# INSECTES SOCIAUX

BULLETIN DE L'UNION INTERNATIONALE  
POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX

---



## SOMMAIRE

---

AVANT-PROPOS .....	1
FOREWORD .....	3
VORWORT .....	5

### *Mémoires originaux.*

Über den Einfluss der Königin auf die arbeiterinnen Fertilität im Ameisenstaat, VON KARLHEINZ BIER.....	7
Remarks on the internal phylogeny and subfamily classification of the family <i>Formicidæ</i> , by W. L. BROWN JR.....	22
Note on the exchange of ingluvial food in the genus <i>Myrmecia</i> , by, C. P. HASKINS and R. M. WHELDEN.....	33
L'enregistrement thermique continu dans les populations d' <i>Apis mellifica</i> au cours de l'hivernage, par Pierre LAVIE .....	39
Essai d'une analyse causale du comportement agressif des ouvrières d'Abeilles, par Jacques LECOMTE.....	49
La « substance de fécondité » dans le développement des ovaires des ouvrières d'Abeilles. Critique des travaux de MUSSBICHLER, par Janine PAIN.....	59
Intraspecific problems in the taxonomy of Insect Caste, by A. L. PICKENS .....	71
A new interpretation of the frequency curves associated with and polymorphism, by E. O. WILSON.....	75
CORRESPONDANCE .....	81

### *Nouvelles de l'Union.*

Liste alphabétique des membres de l'Union.....	83
Compte rendu de la Réunion du comité directeur de Copenhague.....	93
Statuts de l'Union.....	99

---

# INSECTES SOCIAUX

BULLETIN DE L'UNION INTERNATIONALE  
POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX

---

*Comité de Rédaction :*

P.-H. CHRISTENSEN, K. GÖSSWALD, P.-P. GRASSÉ,  
C. JUCCI, A. RAIGNIER, T.-C. SCHNEIRLA, T. UCHIDA

---

TOME PREMIER

N° 1

MASSON & C<sup>ie</sup>, ÉDITEURS  
120, boulevard Saint-Germain, PARIS-VI<sup>e</sup>  

---

1954

---





5856-274

QL 496  
I 4  
V. 1

## AVANT-PROPOS

**L**ES PÉRIODIQUES SCIENTIFIQUES sont si nombreux qu'on peut se demander s'il est opportun d'en créer un de plus. En vérité, celui que nous publions aujourd'hui répond, dans notre esprit, à une double préoccupation.

Le développement des recherches biologiques est si rapide et si étendu que le groupement, dans des périodiques spécialisés, des travaux traitant d'un même sujet devient une nécessité. Sans cette concentration, il est à peu près impossible de rassembler, sur un sujet donné, l'ensemble de la bibliographie. A l'appui de notre thèse en faveur des périodiques spécialisés, citons, à titre d'exemples, les Archiv für Protistenkunde, de F. SCHAUDINN, les Archiv für Entwicklungsmechanik, de W. ROUX, qui ont tant contribué aux progrès de la protistologie et de l'embryologie expérimentale.

Les travaux d'entomologie, du fait de leur grand nombre, sont dispersés dans une multitude de périodiques souvent si difficiles à se procurer qu'on peut les qualifier de confidentiels. La littérature scientifique relative aux Insectes sociaux, même en éliminant les innombrables articles ou notes de vulgarisation qui leur sont consacrés, n'échappe pas à cette dispersion. Sans doute la Zeitschrift für vergleichende Physiologie a-t-elle publié un nombre élevé de mémoires importants sur la physiologie des Abeilles, mais, pour ce Journal, les Insectes sociaux sont un groupe zoologique comme beaucoup d'autres, sans plus.

Nous estimons que l'existence d'un grand périodique consacré exclusivement aux Insectes sociaux facilitera singulièrement la tâche des nombreux biologistes qui les étudient; ils y trouveront non seulement un apport constant de nouveautés, mais les sujets à de fructueuses comparaisons.

Notre nouveau Journal répond à une deuxième nécessité : établir un lien entre les biologistes du monde entier s'intéressant, d'une façon ou d'une autre, aux Insectes sociaux. Si les grands congrès de Physiologie, de Zoologie, d'Entomologie... conservent encore leur attrait, ils ont perdu une grande partie de leur valeur du fait même de l'extension des disciplines dont ils désirent promouvoir le progrès. Notre époque a besoin de réunir dans des Colloques restreints les hommes qui se sont attachés à l'étude de sujets voisins, voire identiques. La publication des comptes rendus des principaux de ces Colloques peut être considérée comme un événement très important pour le développement et l'orientation des recherches scientifiques.

En 1951, au Congrès d'Entomologie d'Amsterdam, quelques biologistes ont estimé que le temps était venu de grouper dans une Union internationale tous ceux qui étudient la physiologie, la biologie, la systématique des Insectes

*sociaux, afin de faciliter les échanges de publications, la discussion des idées, la confrontation des résultats obtenus par les uns et les autres.*

*Le périodique Insectes sociaux, organe officiel de l'Union internationale pour l'étude des Insectes sociaux, entend réaliser ce programme. Les travaux des adhérents à l'Union y trouveront naturellement leur place, mais ses colonnes seront ouvertes à quiconque lui proposera un article, un mémoire de valeur. Son caractère international affirme son éclectisme. La liberté d'expression, sous la propre responsabilité des auteurs, y sera totale.*

*Rien ne sera négligé pour que sa présentation et la qualité de ses articles en fassent un des meilleurs journaux de Biologie.*

*Pour terminer, nous demandons aux zoologistes, aux biologistes, de le faire connaître, de le propager.*

*LE COMITÉ DE RÉDACTION.*

---



## FOREWORD

**I**N THESE DAYS the number of scientific journals has become so large that the need for even one more may well be challenged.

But, in our opinion, the one that we are setting out to publish finds more than one important reason for existing.

Biological research has developed so rapidly in a variety of fields as to make imperative the gathering of published reports in each important field into a specialized journal. Without this kind of focalization the assembling of a bibliography on any one subject becomes a nearly impossible task. To support our point concerning specialized periodicals, we may mention the *Archiv für Protistenkunde* of F. SCHAUDINN and the *Archiv für Entwicklungsmechanik* of W. ROUX which have contributed so much to the advance of protistology and of experimental embryology, respectively.

Articles in entomology, because of their great number, are scattered through a host of periodicals often so difficult to obtain that they may be characterized as confidential. Scientific literature on the social insects, even excluding the great mass of popular items traditional to this subject, likewise is widely scattered. Of course the *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* has published a very considerable number of important papers on the physiology of the bee, but for that journal the social insects are just one zoological group to be dealt with along with many others.

We believe that the existence of a major periodical devoted exclusively to the social insects will be an inestimable aid to that large body of biologists involved in this field of study, not only to keep these people informed of new developments but also as a source of new ideas and stimulating comparisons.

But our new journal also answers a second pressing need: that of establishing a bond among biologists throughout the world, based upon the great variety of interests in the social insects represented among them. It will be a needed avenue of communication for them. Although great international congresses of physiology, zoology and entomology continue to hold their attraction, at the same time they have lost a very considerable part of their value through the rapid growth of the same disciplines whose progress they are dedicated to promote. Our period therefore has been faced with the need to assemble, in specially organized conferences, scientists devoted to the study of the same or related subjects. In such meetings they find an opportunity to exchange evidence and ideas, and to advance their investigations through working out theoretical common denominators. Publication of the proceedings of such conferences may be considered an occurrence of great importance for the development and orientation of scientific research.

In 1951, at the International Congress of Entomology in Amsterdam,

a number of biologists, after a discussion of problems such as these, agreed that the time had come to bring together into an International Union all of the scientists who are engaged in studying the physiology, biology or systematics of the social insects. This step was considered necessary to facilitate the exchange of publications, the discussion of ideas for further research, and the exchange and comparison of evidence obtained by investigators on this subject over the world.

The journal to be called *Insectes sociaux*, as the official organ of the International Union for the Study of Social Insects, affords an important means of realizing this program. The studies of members of the Union will naturally find their place in it, but its pages will also be open to good, interesting articles and valuable studies from other sources. The international character of this journal guarantees its eclecticism. In it, liberty of expression will be complete, subject of course to the author's scientific responsibility.

Every possible step will be taken in the quality of the articles and in the mechanics of publication to make this one of the best journals in the field of biology.

All zoologists and biologists are asked to pass along the word about this journal to their colleagues as well as to librarians.

THE EDITORIAL COMMITTEE.

---



## VORWORT

**W**ISSENSCHAFTLICHE PERIODIKA gibt es schon in solcher Fülle, dass die Schaffung einer neuen Zeitschrift unnötig scheint und ihre Zweckmässigkeit in Frage gestellt werden könnte. Das neue Organ, welches wir heraus zu geben im Begriffe sind, verdankt sein Dasein jedoch zwei Schwerwiegenden Gründen.

Die Forschung entwickelt sich so rasch und hat so viele Wege eingeschlagen, dass eine Gruppierung der einzelnen Forschungs-Richtungen und deren Resultate in spezialisierten Periodika unumgänglich notwendig wird. Ohne eine solche Konzentration gleichgerichteter Arbeiten ist es fast unmöglich, die gesammte Bibliographie eines gegebenen Problems zu erfassen. Dass wir nicht die ersten sind, welche die Nützlichkeit, ja unumgängliche Notwendigkeit spezialisierter Periodika erkannt haben, bezeugt die fördernde und erfolgreiche. Existenz des Archiv für Protistenkunde, geschaffen durch F. SCHAUDINN, und des Archiv für Entwicklungsmechanik herausgegeben von W. ROUX.

Die Entomologischen Arbeiten, welche dauernd in kaum zählbarer Menge erscheinen finden sich zerstreut über eine grosse Zahl verschiedenster Zeitschriften. Diese letzteren sind oft so schwer erhältlich, dass man meinen könnte, sie seien vertraulicher Natur und nicht für Jedermann bestimmt. Die sich mit den sozialen Insekten befassenden Publikationen — selbst wenn man von den vielen populärwissenschaftlichen Artikeln absieht, welche diesem interessanten Gebiet gewidmet sind — bleiben deshalb für viele Interessenten oft unauffindbar. Die Zeitschrift für vergleichende Physiologie hat freilich eine schöne Anzahl wichtigster physiologischer Arbeiten über Bienen erfasst und veröffentlicht, aber für dieses Organ sind die sozialen Insekten immerhin nur eine kleine zoologische Gruppe unter vielen anderen, und besitzen keine spezielle Wichtigkeit.

Wir sind deshalb zum Schlusse gekommen, dass die Existenz eines umfangreichen, regelmässig erscheinenden Heftes, welches ausschliesslich dem Studium der sozialen Insekten gewidmet ist, die Forschung der zahlreichen Biologen, welche sich mit diesem interessanten Gebiete befassen, äusserst erleichtern würde. Sie werden darin nicht nur ständig die neuesten Arbeiten finden und den Stand des Wissens ermessen können, sondern durch Vergleiche fruchtbarste Anregungen finden.

Aber unsere neue Zeitschrift soll auch noch eine andere Aufgabe erfüllen. Es ist diejenige, ein Band zu knüpfen zwischen allen Biologen der Welt, welche sich auf die eine oder andere Weise für die sozial lebenden Insekten interessieren.

*Obschon die grossen internationalen Kongresse für Physiologie, Zoologie, Entomologie ihre Bedeutung veibehalten haben so verlieren sie doch einen grossen Teil ihres Wertes durch die Tatasche, dass sich der Baum der Forschung zu sehr verzweigt hat und der einzelne Teilnehmer sich im reichhaltigen Geäst der verschiedenen Disziplinen nicht mehr zurecht finden kann. Es wird deshalb heute zur Norwendigkeit, in besondern und begrenzten Kolloquien diejenigen Forscher zu vereinigen, welche an benachbarten oder identischen Problemen arbeiten und die bei solcher Gelegenheit gehaltenen Vorträge und Diskussionen in Buchform zu publizieren. Veröffentlichungen dieser Art tragen ausserordentlich zur Klärung, Orientierung und weiteren Entwicklung der Spezial-Forschung bei.*

*Anlässlich des 1951 abgehaltenen internationalen Entomologen-Kongresses zu Amsterdam haben sich einige Biologen zusammen getan und beschlossen, es sei die Zeit gekommen un innerhalb einer Internationalen Union alle diejenigen Forscher zu versammeln, welche die Physiologie, Biologie, oder die Systematik der sozialen Insekten studieren, damit der Austausch von Publikationen, die Diskussion von Problemen und Ideen und der Vergleich der erzielten Resultate erleichtert werde und sich die weit über die Welt verstreuten Forscher kennen lernen können.*

*Die Zeitschrift Insectes sociaux, offizielles Organ der Internationalen Union zum Studium sozialer Insekten soll dieser Aufgabe nachkommen. Die Arbeiten der Mitglieder der Vereinigung werden darin ihren Platz finden, aber nicht nur ihnen, sondern Jedermann der auf irgend einer Weise am Studium dieses Forschungsgebietes interessiert ist, soll darin die Möglichkeit finden, einen interessanten Artikel, eine wichtige Arbeit zu veröffentlichen. Der internationale Charakter des Heftes bürgt für seine eklektische Offenheit. Ein jeder wird darin auf eigene Verantwortung hin völlig frei seine Forschungen, Ideen und Meinungen publizieren können.*

*Es wird alles getan werden, damit die Präsentation und Qualität der veröffentlichten Artikel das Organ zu einer der besten biologischen Zeitschriften werden lassen. Wir möchten deshalb zum Schlusse alle Zoologen und Biologen bitten, unser Organ überall bekannt zu machen und uns durch Propaganda wertvolle Hilfe für dessen Aufbau und Umfang zu helfen.*

DAS REDAKTIONS-KOMITEE.

---



# I

## MÉMOIRES ORIGINAUX

### ÜBER DEN EINFLUSS DER KÖNIGIN AUF DIE ARBEITERINNEN FERTILITÄT IM AMEISENSTAAT (1)

von Karlheinz BIER

Aus dem Institut für Angewandte Zoologie der Universität Würzburg.  
Vorstand : Prof. Dr. K. GÖSSWALD.

Die Eigenschaft der Ameisen — ♀, in weiselleosen Gruppen Eier zu legen ist Gegenstand zahlreicher Untersuchungen gewesen, wobei die Gelege der unbegatteten Arbeiterinnen vor allem zur Ueberprüfung der DZIERZON'schen Theorie dienten (Zusammenstellung bei GÆTSCH, 1938). Es existiert aber nur eine Arbeit (WEYER, 1928), die das Hauptproblem in der Frage sieht, ob die Eiablage der Arbeiterinnen neben der ♀ eine regelmässige Erscheinung ist oder nicht. WEYER kam zu dem Ergebnis, dass im normalen, gesunden Ameisenvolk die Arbeiterinnen keine Eier legen. Trotz dieser Arbeit vertraten EIDMANN (1928, 1943), GÆTSCH (1937, 1938) und WHEELER (1937) weiterhin die Ansicht, dass zumindest ein Teil der im Ameisenstaat entstehenden Männchen von ♀ abstammen; fertile Arbeiterinnen also zum normalen Geschehen eines Ameisenstaates gehören. Nach GÖSSWALD (1933) legen ♀ neben fremden, parasitischen Königinnen. Nach diesen widersprechenden Ansichten und Ergebnissen dürfte eine erneute Untersuchung der ♀—Fertilität bei den Ameisen gerechtfertigt sein.

Von den Bienen ist bekannt und durch MÜSSBICHLER (1952), näher untersucht worden, dass die latente Arbeiterinnenfertilität in der Schwarmzeit auch neben der ♀ aktiviert werden kann und dass das Vorhandensein von Brut einen wesentlichen Einfluss auf die Neigung der ♀ zur Eiablage hat.

Bei einer vergleichenden Untersuchung der Fertilität von Arbeiterinnen verschiedener Ameisenarten (BIER, 1953), zeichneten sich die ♀ von *Leptothorax tuborum unifasciatus* LATR. in weisellosen Gruppen durch die grösste Tendenz zur Eiablage aus. Wegen dieser Eigenschaft, sowie wegen der geringen natürlichen Volkszahl (200 ♀ — 350 ♀) erscheint diese Art besonders geeignet zu Untersuchungen über die Frage, ob und in welchem Umfang ♀ neben der ♀ Eier legen. Sollte der Befund bei dieser Art mit einer starken Tendenz der ♀ zur Eiablage negativ sein, so darf mit an

(1) Herrn Prof. Dr. K. GÖSSWALD danke ich für Anregung und Förderung der Untersuchungen.

Sicherheit grenzender Wahrscheinlichkeit angenommen werden, dass Arten mit einer geringeren Neigung in weisellosen Gruppen fertil zu werden, neben der ♀ erst recht nicht Eier legen. Zum Vergleich wurden noch herangezogen *Leptothorax tuberum nigriceps* MAYR und die ebenfalls stark zur Eiablage neigenden ♀ der beiden Camponotinenarten (*Servi* —) *Formica gagates* LATR. und *Formica rufa pratensis* RETZ.

### *Inkubationszeit.*

ALTMANN (1951) hat den Zeitraum, der von der Entweiselung bis zur Eiablage einer Bienenarbeiterinnengruppe verfließt, „Inkubationszeit“ genannt. Dieser Begriff soll in dieser Arbeit im gleichen Sinne verwandt werden. Wenn die Arbeiterinnen von *L. unifasciatus* im Freiland neben der Königin Eier legten, so wäre zu erwarten, dass in kurzer Zeit nach dem Einsetzen der ♀ ins Formicar Eier vorgefunden werden müssten. Aus dem Freiland eingebrachte Königinnen beginnen meist innerhalb der ersten beiden Tage im Formicar mit der Eiablage. Bei der unter unseren Versuchsbedingungen ermittelten Fertilitätsquote von 5,36 Eiern im Jahr je ♀ ist bereits in einer Gruppe von 70 Individuen unter der Voraussetzung gleichmässiger Eiablage täglich mit einem Ei zu rechnen. Es kam jedoch in 17 zu verschiedenen Jahreszeiten aus dem Freiland eingebrachten, entweiselten und ins Formicar überführten Arbeitergruppen mit zusammen 980 ♀ bei einer Nesttemperatur von  $20,5^{\circ} \pm 4^{\circ} \text{C}$  erst nach 7-21 Tagen zur Eiablage (meist zwischen 10-14 Tagen).

Wurden ♀ vorher mit ihrer ♀ im Formicar gehalten, so folgte der Entweiselung auch eine Inkubationszeit, die allerdings etwas kürzer ist und somit anzeigt, dass das Formicarleben zwar die Ablagetendenz der ♀ fördert, aber nicht auslöst. In 5 bereits längere Zeit im Formicar gehaltenen Völkern trat die erste Eiablage 4-14 Tage nach der Entweiselung auf (in 3 Fällen nach 7-11 Tagen).

Die Inkubationszeit ist stark temperaturabhängig. Sie verlängert sich mit Sinken der Temperatur um schließlich ganz auszubleiben. Bei 4 frisch entweiselten Arbeitergruppen, die 7 Wochenlang bei einer Durchschnittstemperatur von  $17^{\circ} \text{C}$  gehalten wurden, blieb die Eiablage aus, während ihre ♀ bei dieser Temperatur legten. WASMANN (1891) glaubte die Eiablage von ♀ durch erhöhte Temperatur ausgelöst zu haben. Nach unserer Auffassung wird die durch die Entweiselung hervorgerufene Tendenz zur Aktivierung des ♀—Ovars durch erhöhte Temperatur manifest, während sie bei zu niedriger Temperatur latent bleibt.

### *Die Potenz des ♀=Ovars.*

Nach HESS (1942) stehen sich bei *Apis mellifica* die Leistung des Königinnenovars und des „♀-Ovars“, das sie als Summe aller Arbeiterinnenovarien auffaßt, im umgekehrt proportionalen Verhältnis gegenüber.



Die Gesamtlegeleistung des Bienenvolkes, die normalerweise allein durch die Königin getragen wird, kann in dem Masse auf die ♀ übergehen, wie die Legeleistung der ♀ nachlässt. Bei *L. unifasciatus* bildet die Legeleistung des ♀- und des ♀-Ovars auch nicht annähernd eine Konstante, sondern die Potenz des ♀-Ovars ist bedeutend grösser als die der Eierstöcke der Königin, was auch noch für kleine Gruppen gilt, wo doch die Legeleistung der ♀ anteilmässig stärker ins Gewicht fallen müsste (Tab. 1). Dasselbe ist auch bei *F. rufa pratensis* LATR. der Fall und gilt vermutlich für alle Ameisenarbeiterinnen mit hoher Ablagetendenz. Dieses im Formicar bei Futterüberschuss erzielte Ergebnis kann aber nicht auf die Verhältnisse im Freiland übertragen werden, da sich die Zahl der Nahrung herbeischaffenden ♀ um die Anzahl der fertilen Tiere verringern würde, auch wirkt die aufkommende Brut stärker hemmend auf die Legeleistung der ♀ als der ♀.

TABELLE I.

ART.	ANZAHL DER TIERE.	ZUCHTTEMP.	VERSUCHSTAG.	EIZAHL.
<i>Leptothorax t. unifasciatus.</i>	♀ + 50 ♀	20,5° C	42	60
<i>Leptothorax t. unifasciatus.</i>	50 ♀	20,5° C	42	140
<i>Leptothorax t. unifasciatus.</i>	♀ + 150 ♀	20,5° C	38	65
<i>Leptothorax t. unifasciatus.</i>	150 ♀	20,5° C	38	230
<i>Formica rufa pratensis</i> . . . .	♀ + 400 ♀	27° C	28	120 + 80 bereits geschlüpfte Larven = 200
<i>Formica rufa pratensis</i> . . . .	400 ♀	27° C	28	Ca. 1 100
( <i>Servi</i> )- <i>Formica gagates</i> . . . .	♀ + 35 ♀	20,5° C	35	45
( <i>Servi</i> )- <i>Formica gagates</i> . . . .	35 ♀	20,5° C	35	60

### Wie kommt der hemmende Einfluss der ♀ auf die ♀-Fertilität zustande

Es sind drei ganz verschiedene Prinzipien denkbar, mittels derer die Hemmung der ♀-Fertilität bewirkt werden könnte:

1° Sinnesphysiologisch (d. h. ein von der ♀ ausgehender Reiz wirkt über die Sinnesorgane auf das ZNS der ♀ und von da nervös oder nervös-hormonal auf ihr Ovar).

2° Mittels eines Wirkstoffes (d. h. durch ein von der ♀ produziertes „Sozialhormon“).

3° Durch die Nahrungsverteilung (d. h. der Futtersaftstrom wird bei Anwesenheit der ♀ ganz zu deren Gunsten gesteuert. Hierzu näheres S. II).

Die erste Möglichkeit ist von GRASSÉ und NOIROT (1946), die zweite von LÜSCHER (1952) zur Erklärung der Unterbindung der Aufzucht von Ersatzgeschlechtstern bei *Calotermes* in Gegenwart des königlichen Paares herangezogen worden.

Im Falle einer psychischen Einwirkung ist bei der hervorragenden Rolle, die der Nestgeruch für die Auslösung und Ausrichtung der sozialen Instinkte spielt, vor allem an eine geruchliche Einwirkung zu denken. Es wurden deshalb Formicare gebaut, in denen die weissellosen Arbeiterinnen voll dem Duft der Königin ausgesetzt waren, aber sonstige Verbindungen (vor allem gegenseitiges Füttern) unterbunden waren (Abb 1 und 2). Bei Versuchsbeginn wurde aus einem Volk mit 90 ♀ die ♀ mit 30 ♀ in die linke Futterkammer (1F), die 60 übrigen ♀ nach Entfernung der Brut in die

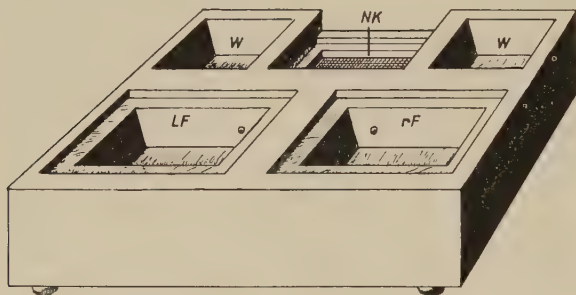


Abb. 1. — Doppelformicar mit übereinanderliegenden, durch Drahtgaze getrennten Nestkammern.

rechte Futterkammer eingestzt (rF). Der Instinkt, das Nest in einem engen und dunklen Raum einzurichten, veranlasste die Arbeiterinnen durch die dünnen Verbindungsgänge (V) die verdunkelten Nestkammern (NK) zu beziehen. Die übereinanderliegenden Nestkammern sind durch engmaschige Bronzegaze getrennt (Bg), durch die

eine gegenseitige Fütterung nicht möglich war. Sieben auf diese Weise durchgeführten Versuche zeigten einen weitgehend gleichbleibenden Verlauf:

Die weiselosen Arbeiterinnen nahmen durch die Drahtgaze hindurch die Königin deutlich geruchlich wahr, denn sie sammelten sich in grösserer Zahl an der Stelle auf der Drahtgaze an, die der Königin in der jenseitigen Nestkammer am nächsten war. Ein Teil der Arbeiterinnen begann nun die Mandibeln an den Drähten der Bronzegaze anzusetzen, um die Abspernung von der Königin zu überwinden. Einige bei der Königin verbliebene Arbeiterinnen versuchten ebenfalls den abgetrennte Nestgenossen entgegen zu arbeiten, doch waren ihre Anstrengungen deutlich nicht so intensiv wie die der weiselosen Arbeiterinnen. Der grösste Teil der Arbeitergruppe wanderte in den nächsten Tagen wieder aus der dunklen Nestkammer aus und blieb entgegen der normalen Verhaltensweise in der hellen und geräumigen Futterkammer. Obwohl die weiselosen



Arbeiterinnen bald in grösserer Zahl in der Nestkammer, bald in der Futterkammer waren, setzte nach durchschnittlich 15 Tagen die Eiablage ein. Die von den Arbeiterinnen erzeugte Brut befand sich sowohl in der Nestkammer wie auch in der Futterkammer, was sonst nie der Fall war. In den ersten drei Wochen trat entgegen sonstigen Beobachtungen nach der Entweiselung eine Mortalität bis zu 35 % auf. Nach 20-25 Tagen, als die Eiablage der Arbeitergruppe ihren Höhepunkt erreicht hatte, wurde die Futterkammer von immer mehr Arbeiterinnen verlassen und in der wieder bezogenen Nestkammer ließen die Versuche, einen Durchgang zur Königin zu schaffen, nach. Gelegentlich wurden noch die Fühlerkeulen durch die Gaze hindurch in die Nestkammer zu der Königin gesteckt. Die weitere Entwicklung gleicht in den beiden übereinanderliegenden Nestern der in normalen Arbeitergruppen, bzw. in Kolonien.

Drei mit der *Leptothorax tuborum unifasciatus* nahe verwandten Art *Leptothorax tuborum nigriceps* MAYR, durchgeführte Experimente, deren ♀ auch eine hohe Tendenz zur Eiablage haben, nahmen einen etwas abgeänderten Verlauf. Die Bemühungen der abgesperrten Arbeiterinnen, die Bronzegaze zu durchbohren, um zu ihrer Königin zu gelangen, waren äußerst intensiv und anhaltend. Auch die Arbeiterinnen der Kolonie (d. h. bei der ♀) versuchten angestrengt den abgesperrten Nestgenossen entgegenzuarbeiten. Die Arbeiterinnen starben, teilweise in die Drahtgaze verblissen, offenbar an Erschöpfung innerhalb von 3-5 Tagen. Nur in einem

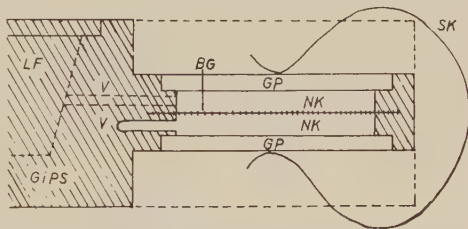


Abb. 2. — Schnitt durch die übereinanderliegenden Nestkammern. Sk = Stahlklammer; Gp = Glasplatten.

Versuch wanderte ein Teil der Arbeiter aus der Nestkammer aus, legte nach 14 Tagen Eier und zog dann wieder, unter Mitnahme der Brut, in die Nestkammer ein. Das viel intensivere Bemühen bei *L. nigriceps*, sich wieder zu vereinigen, hängt vielleicht mit einer strengeren Ausrichtung auf die eine Königin zusammen; während man bei *L. t. nigriceps* immer nur eine ♀ findet, kommen bei *L. t. unifasciatus* gelegentlich mehrere ♀ vor.

Um den ♀-Duft ständig auf die weiselosen ♀ wirken zu lassen, wurde diesen die Möglichkeit des Auswanderns aus der Nestkammer genommen. In diesen Zwangsversuchen stieg die Mortalität bei *L. t. unifasciatus* in den ersten 2 Wochen bis zu 60 % (bei *L. t. nigriceps* waren nach 4 Tagen alle Arbeiterinnen tot), jedoch legten die überlebende *L. unifasciatus* ♀ nach 14 Tagen und die Mortalität ging zurück. Die Versuche mit den Drahtgazenestern zeigen, dass der ♀-Duft die Eiablage der ♀ nicht unterbinden kann, wohl aber die Ausbildung der ♀-Fertilität, die als Regulation des Verlustes der Königin aufzufassen ist, stark stört.

### *Verhartensänderungen fertiler Arbeiterinnen.*

Die eben dargestellten Versuche zeigen deutlich eine der Aktivierung der Ovarien parallel gehende Verhartensänderung der Arbeiterinnen. Mit den Drahtgazenestern wurden weitere Versuche durchgeführt. Arbeitergruppen wurden aus Völkern abgetrennt, in den üblichen JANET-Nestern zur Aktivierung gebracht und dann in ein Nest mit durch Bronzegaze abgeteilten Nestkammern eingesetzt, während in die gegenüberliegende Kammer die ♀ mit den ihr verbliebenen ♀♀ eingesetzt wurde. Die Bohrversuche, das Wieder—Auswandern aus der Nestkammer und die erhöhte Mortalität blieben in 4 Versuchen mit solchen bereits aktivierten *L. tuberculatum unifasciatum*—Arbeitergruppen aus.

Schliesslich wurde noch auf der einen Seite des Nestes eine Kolonie (♀ + 60 ♀♀) von *L. tuberculatum unifasciatum* und auf der anderen Seite eine frisch entweiselte Arbeitergruppe (70 ♀♀) aus einem anderen *L. tuberculatum unifasciatum*. Volk eingebracht. Die beiden Gruppen ignorierten sich weitgehend. Die Entwicklung verlief so, als ob die geruchliche Verbindung gar nicht vorhanden wäre. Dies bildet eine Parallele zu den Beobachtungen von v. FRISCH u. RÖSCH (1926) an Bienen und GREGOR (1948) an Ameisen, daß die Duftmarken zur Orientierung nur von Angehörigen des eigenen Volkes wahrgenommen werden.

Wurden 2 Arbeitergruppen desselben Volkes in die beiden Hälften des Drahtgazenestes eingesetzt, so kam es (in jedem von 3 Experimenten) zu anfänglichen Bohrversuchen, was mit den Befunden von LECOMTE (1950 a, b) an *Apis mellifica* übereinstimmt. Doch innerhalb von 2 Tagen verlor sich die Anziehung zwischen den Arbeitergruppen. Sie blieben in ihren Nestkammern und legten dort nach normaler Inkubationszeit. Bei Arbeitergruppen aus verschiedenen Völkern (2 Experimente) unterbleiben auch die anfänglichen Boherversuche.

Da sich bei den eben geschilderten Untersuchungen gezeigt hatte, daß die Anziehungskraft der Königin auf die Arbeiterinnen im Masse der Aktivierung von deren Ovarien nachlässt, wurden „Zusammenlaufversuche“ angestellt. Es wurden Doppelnester gebaut, die durch einen Durchgang, der bei Versuchsbeginn verschlossen ist, miteinander verbunden sind. Eine Seite des Doppelnestes wurde mit der ♀ und, ♀♀ die andere mit einer Arbeitergruppe aus diesem Volk besetzt. Innerhalb von 24 Stunden bezogen die Ameisen die Nestkammern. In 3 Versuchen trat innerhalb von 16-21 Tagen nach Versuchsbeginn die erste Eiablage ein. Nach je 30, 60, 90 Tagen wurden in einem Doppelnest der Durchgang geöffnet. Die voneinander getrennt gehaltenen Arbeiterinnen begegneten sich nicht feindlich, es dauerte allerdings bis zu 5 Tagen, bis sich das Volk wieder in einer Nestkammer vereinigt hatte. In 2 Fällen wanderte die Arbeitergruppe zur Königinnenkolonie, einmal war das Gegenteil der Fall. In einigen weiteren Versuchen wurde der Durchgang innerhalb von 8 Tagen und somit vor beendeter Aktivierung geöffnet. Die Völker verein-

nigten sich in diesem Falle innerhalb von 14, spätestens 20 Stunden. Zur Kontrolle wurde der Versuch noch modifiziert. In einem Formicar mit drei Nestern wurde ein grösseres Volk eingesetzt, von dem eine Arbeitergruppe schon drei Monate abgetrennt war. Von der Königin wurden 40 ♀ isoliert und in die linke Nestkammer, die ♀ mit 50 ♀ in die mittlere, und die 3 Monate weisellose Arbeitergruppe (37 ♀) in die rechte Futterkammer gebracht. Nach 2 Tagen hatten die Tiere ihre Nestkammern restlos bezogen. Die Durchgänge wurden geöffnet. Nach 14 Stunden waren die letzten Tiere der linken, frisch abgespaltenen Arbeitergruppe zur Königin umgezogen, während es 9 Tage dauerte, bis die 3 Monate weisellos gehaltene, eierlegende Arbeitergruppe wieder mit ihrer Mutterkolonie verschmolz. Da es am ersten Tage nach der Öffnung des Durchgangs zu einer Verminderung der Arbeiterinnenzahl in dieser Gruppe kam, ist anzunehmen, dass die Arbeiterinnen ohne reaktivierte Ovarien zu ihrer Königin zurückkehrten, während die eierlegenden Arbeiterinnen bis zu 9 Tagen in ihrem alten Nest verblieben (1).

Vereinigen sich solche aktivierte *Leptothorax*-Arbeitergruppen wieder mit ihrer Königin, so bedeutet das nicht, dass die ♀-Fertilität sofort mit der Rückkehr zur ♀ erlischt. An der hohen Eiproduktion des wieder vereinigten Volkes und durch erneute Abtrennung von Arbeiterinnen, die dann ohne Inkubationszeit legen, lässt sich erkennen, dass die Aktivierung der Ovarien nur sehr *langsam* rückgängig gemacht wird.

#### **Hemmung der ♀-Fertilität durch die ♀ bei indirekter Verbindung.**

Nachdem der ♀-Duft sich allein als unwirksam zur Verhinderung der ♀-Fertilität herausgestellt hatte, wurden als Gegenversuch Arbeitergruppen indirekt, d. h. nur mittels Arbeiterinnen mit der Königin in Verbindung gebracht. Zwei gleichartige Versuche verliefen übereinstimmend. Von grossen *L. tuberculatus*-Völkern wurden 30 ♀ als Kontrolle isoliert, sie begannen nach 11 (bezw. 13) Tagen mit der Eiablage. Von dem Volk wurden weitere 30 ♀ abgetrennt und in einem Nest gesondert gehalten. Ihnen wurden aus der Stammkolonie täglich 15 ♀ (die mit einem Gemisch von Schellack und blauem Farbpulver am Thorax gekennzeichnet waren) zugesetzt, die jeden Tag gegen 15 frisch aus der Kolonie entnommene ♀ ausgetauscht wurden. Auf diesem Wege gelang es, die Eiablage 35—im zweiten Versuch 40 Tage lang in diesen Arbeitergruppen zu verhindern. Eine Fortführung der Versuche stiess auf Schwierigkeiten, da nicht verhindert werden konnte, dass es fortlaufend einigen ♀ gelang, ihre Markierung während des Aufenthaltes in der abgetrennten Arbeitergruppe abzuputzen, sodass diese zuletzt in einem Falle 53, im anderen 62 Tiere zählte und nicht mehr genügend ♀ zum täglichen Austausch bei der Königin zur Verfügung standen. Denn falls ein „Königinneneinfluss“

(1) Präparatorische Untersuchungen weiselloser, eierlegender ♀ ergeben, dass immer nur ein Teil der ♀, in keinem Falle alle Tiere zusammen nach Entweisung ihre Ovarien aktivieren.



übertragen werden sollte, müssen die ♀ zur Aufnahme desselben mindestens so lang bei der Königin verbleiben, wie in der Arbeitergruppe.

In zwei weiteren Versuchen gelang es in ähnlicher Weise die Fertilität der ♀ zu verzögern, indem der Aufenthalt der Königin bei der Arbeitergruppe zeitlich begrenzt wurde. In einem Versuch wurde die Königin 30 ihrem Volk entstammenden ♀ alle 5 Tage 14 Stunden lang zugesetzt. Dadurch konnte die Inkubationszeit dieser Arbeiterinnen auf 7 Wochen verlängert werden, während eine gleichgrosse Kontrollgruppe nach 17 Tagen legte. In einem weiteren Versuch dieser Art wurde die ♀ nur alle 10 Tage 24 Stunden zugesetzt, die Verlängerung der Inkubationszeit war hierbei unbeträchtlich. Sie betrug 27 Tage gegenüber 15 in der Kontrolle. Dieser Versuch bestätigt die bereits anlässlich der „Verschmelzungsversuche“ geäußerte Ansicht, dass die einmal angelaufene Aktivierung der ♀-Ovarien nur schwer rückgängig zu machen ist.

### *Vereinzellungsversuche.*

Nachdem sich in den Drahtgazenestern der ♀-Duft nicht als fertilitätshemmend erwiesen hatte und bei der indirekten Uebertragung des Königinneneinflusses jegliche sinnesphysiologische Einwirkung durch die ♀ ausgeschaltet war, muss zwischen der Möglichkeit eines fertilitätshemmenden sozialen Wirkstoffes oder einer fertilitätsauslösenden Wirkung des Futtersaftstromes entschieden werden. Für letztere Wirkungsweise des Hemmechanismus spricht bereits der Umstand, dass immer nur ein Teil der Arbeiter einer weisellosen Gruppe fertil wird. Bei einer wiederholten Untersuchung immer kleinerer Gruppen ergab sich, dass weniger als 4 ♀ bei *L. t. unifasciatus* nicht mehr zur Eiablage schreiten. Die Inkubationszeit dieser kleinsten Gruppe lag mit 45 Tagen auch weit über der Durchschnitt. Längere Zeit einzeln und paarweise gehaltene ♀ begannen nicht mit der Eiablage. Dieser Befund spricht für eine Auslösung der ♀-Fertilität durch ein von den ♀ selbst aus dem gebotenen Futter aufgebauten Nahrungsstoff, der in kleinsten Gruppen nicht in ausreichender Menge zur Verfügung steht. Wäre die Arbeiterinnenfertilität nur durch einen von der ♀ ausgehenden Wirkstoff gehemmt, so wäre es doch denkbar, daß im weisellosen Zustande alle, auch die isolierten ♀ mit der Eiablage beginnen, sofern ihnen genügend Eiweissnahrung zur Verfügung steht, wie dies in unseren Zuchten der Fall war. Allerdings besteht bei der Vielfalt der noch ungenügend analysierten interindividuellen Beziehungen bei den Ameisen durchaus die Möglichkeit, dass das Phänomen der in kleinsten Gruppen ausbleibenden Arbeiterinnenfertilität auch durch andere Umstände (mit) bedingt ist. Mit GRASSÉ (1952) nehmen wir jedoch an, dass die Verteilung der Nahrung einer der wichtigsten Faktoren zur Regulation im Insektenstaat ist.

### *Der Einfluss der Brut auf die ♀-Fertilität.*

Bei den bisherigen Versuchen haben wir den Einfluss der Brut möglichst ausgeschaltet. Eine feststellbare Einwirkung auf die Eiablage der ♀ geht nur von den Larvenstadien aus. Hierbei ergeben sich zwischen den Camponotinen und den Myrmicinen wietgehende Untherseiede, auch bei Arten mit annähernd gleichgrosser Ablagetendenz. Bei Camponotinen kam es in keinem Falle, wenn der Arbeitergruppe bei der Entweisselung Brut verblieben war, zur Eiablage. Auch liess die Legetätigkeit innerhalb einer fertilen Arbeitergruppe vom Schlüpfen der ersten Larven an innerhalb von 14 Tagen nach, um danach gänzlich aufzuhören. In kleinen *Formica fusca gagates*-Kolonien war auch die Legetätigkeit der Königin bei Vorhandensein von Larven sehr stark eingeschränkt oder blieb aus. Die Königinnen begannen aber sofort nach der Verpuppung ihrer Brut wieder zu legen. Und es kam zu einer ausgesprochen rythmischen Aufzucht trotz gleichbleibender Formicarbedingungen. Dies geht auch aus den Fertilitätskurven von *Monomorium* bei PEACOCK und BAXTER (1950) hervor. Den eindrucksvollsten Beleg für die gegenseitige Bedingtheit von Brut und Fertilität bilden die von SCHNEIRLA erforschten Verhältnisse bei den *Eciton*-Arten. Solange Larven vorhanden sind produziert die ♀ keine Eier. Erst nachdem sich alle Larven verpuppt haben, wird die ♀ ausgeprägt physogastrisch und legt dann innerhalb weniger Tage über 20 000 Eier ab. Die Larven schlüpfen bald und die Eiablage ruht nun bis zur Verpuppung der heranwachsenden Brut. Wenn auch SCHNEIRLA (1944) den Grund für diesen Zyklus nur in der Verhaltensweise der Königin sieht, so darf dabei die ernährungsphysiologische Seite der Vorgänge nicht übersehen werden; denn es ist einleuchtend, dass sich nur eine Verhaltensweise herausbilden kann, die in Uebereinstimmung mit den physiologischen Gegebenheiten steht.

Anders verhalten sich die *Leptothorax*-Arten, sowohl in Arbeitergruppen wie in Kolonien mit Königinnen. Wenn auch die Eiablage bei Vorhandensein von Larven in den Arbeitergruppen vermindert war, so begannen doch Arbeiterinnen, denen bei der Entweisselung Brut gelassen wurde, mit der Eiablage. Selbst Arbeitergruppen, die Larven aus eigenen Gelegen grosszogen, legten erneut Eier hinzu. Auch die Eiablage von Königinnen wurde durch das Vorhandensein von Brut kaum beeinflusst.

Da das larvale Darmsystem der Formiciden geschlossen ist und der nicht resorbierte Darminhalt erst bei der Verpuppung ausgeschieden wird, war es mittels histologischer Untersuchung möglich, einen Einblick in die Ernährung der Larven und damit auch in deren unterschiedliche Einwirkung auf die ♀-Fertilität zu gewinnen. Bereits durch Beobachtungen im Formicar konnte die unterschiedliche Fütterungsweise bei den untersuchten Myrmicinen und Camponotinen festgestellt werden. Die Larven der Camponotinen werden überwiegend durch Regurgitation gefüttert. In den *Leptothorax*-Nestern dagegen wurde oft beobachtet, dass die ♀ den Larven ganze

Teile von Insekten zum Frass vorlegten, die dann selbständig verschlungen wurden. Gern wurden dazu Puppen der eigenen Brut von den ♀ zerlegt. Die histologische Untersuchung von Freilandbrut spricht ganz in gleichem Sinne. Das Lumen des Mitteldarmes von überwinterten *Leptothorax*-Larven ist vollkommen mit unverdaulichen chitinosen Ueberresten von kleinen Insekten erfüllt. Bei *Lasius*-Larven ist der gleichförmige Darminhalt in konzentrischen Ringen nach der Mitte zu eingedickt, d. h. sie haben nur flüssige Nahrung aufgenommen, die sicher zum grössten Teil aus dem Kropfinhalt ihrer Pflegenrinnen stammt. Dagegen wurden die Königinnen aller beobachteten Arten, auch die der relativ primitiven Gattung *Leptothorax*, ausschliesslich mittels Regurgitation gefüttert.

### **Schlussbetrachtung.**

Aus den durchgeführten Versuchen lässt sich ableiten, dass die Fertilität der Arbeiterinnen bei Anwesenheit der Königin gehemmt ist, und zwar auch bei solchen Arten, deren ♀ in weisellosen Zustände in grossem Masse zur Eiablage befähigt sind. Unmittelbar ist diese Hemmung zu erkennen beim Vergleich der Eiablage gleichgrosser ♀-Gruppen mit und ohne ♀, die ohne ♀ erheblich grösser ist. Einen weiteren eindeutigen Hinweis für die Sterilität der ♀ neben der ♀ liefert die Inkubationszeit, die anzeigt, dass innerhalb der weisellosen Gruppe eine Umstellung erfolgt und deren Verhalten folglich nicht mit dem der ♀ in einem ungestörten Volke zu vergleichen ist. Damit bestätigt sich die Ansicht von WEYER (1928), dass die Ameisenarbeiterinnen neben der ♀ keine Eier legen.

Bei dem komplexen Geschehen innerhalb des Insektenstaates ist es schwierig, die Art und Weise der Hemmung aus der Anzahl der Unbekannten auf einen Faktor zurückzuführen. Wir glauben aber auf Grund der durchgeführten Versuche den Duft wie Ueberhaupt jede Einwirkung der ♀ auf sinnesphysiologischem Wege als Hemmechanismus ausschliessen zu können. Immerhin ist die Ausbildung der ♀-Fertilität bei Einwirkung des ♀-Duftes stark gestört, der ♀-Duft muss also indirekt mit der Fertilisierung der ♀ in Verbindung stehen. Dies wird erklärlich, wenn man die Regulation der Fertilität als Lenkung des Futtersaftstromes, bzw. bestimmter hochwertiger Nahrungs—oder gar Wirkstoffe versteht. Wir möchten folgende, allerdings weitgehend hypothetische Interpretation unserer Versuche geben:

Die Arbeiterinnen tragen nicht nur durch ihre Arbeitsleistung zur Erhaltung des Staates, sondern auch zur Aufrechterhaltung der Fertilität durch Erzeugung, bzw. Konzentrierung hochwertiger Nahrungsstoffe bei. Diese von den Arbeiterinnen erzeugte, fertilitätsfördernde Substanz, die entweder ein Sekret bestimmter Drüsen oder der erbrochene Kropfinhalt oder beides zusammen sein könnte und von der offen bleibt, ob sie mehr den Charakter einer hochwertigen Nahrung oder eines Wirkstoffes hat, soll im folgenden „profertiler Stoff“ genannt werden. Der



♀-Duft wirkt als Auslöser zur Verfütterung dieser Substanz. Der ♀-Duft haftet den ♂ an und lässt mit fortschreitender Zeit an Intensität nach. So entsteht ein Gradient, ein Geruchsgefälle von den ♂ des „Hofstaates“ aus der unmittelbaren Umgebung der ♀ bis zu den Aussendienstarbeiterinnen (1). Die sich mit der Zeit erniedrigende Reizschwelle bewirkt, dass die heimkehrenden ♂ sofort ihre im Nest verbliebenen Genossen füttern und diese vielleicht auch erst auf dem Umweg über die ♂ des Hofstaates die ♀. Es erscheint möglich, dass dabei die „profertilen Stoffe“ eine Konzentrierung erfahren, denn die enorme Legeleistung von ♀ grosser Staaten ist nur bei einer weitgehend von Ballaststoffen freien Ernährung denkbar. In unseren Versuchen mit der abgetrennten ♂-Gruppe (S. II), der täglich 15 ♂ aus der Umgebung der ♀ zugesetzt wurden, befanden sich die abgetrennten ♂ in der Situation von Aussendienstarbeiterinnen, die täglich die profertilen Stoffe an ♂ mit intensiveren ♀-Duft verfüttern konnten, die am nächsten Tage zur ♀ zurückkehrten. Die zeitweilige Entfernung der ♀ aus dem Volk verursacht keine sofortige Auslösung der ♂-Fertilität und zeigt somit an, dass die profertilen Stoffe eine Zeit lang in weisellosen Gruppen verbleiben können ohne verbraucht oder wirksam zu werden. Deshalb, so glauben wir, konnten die abgetrennten Gruppen ohne jeglichen direkten Kontakt mit der ♀ 40 Tage lang (und bei Fortfall der technischen Schwierigkeiten vermutlich noch länger) steril gehalten werden.

Waren diese Versuche das Modell einer natürlichen Situation, so war im Drahtgazenest das Gegenteil der Fall. Der optimale Auslöser zur Weitergabe der profertilen Stoffe, der ♀-Duft, war ständig anwesend, eine Befriedigung des mobilisierten Triebes aber unmöglich. Wenn wir uns nicht aller Antropomorphismen zu enthalten hätten, könnten wir das Verhalten der weisellosen Gruppen unter der Drahtgaze leicht verstehen, ein Teil der ♂ starb „vor Verzweiflung“, der andere Teil entzog sich der unlösbaren Konfliktsituation durch die Flucht, so stehen wir aber vor einer zunächst kaum zu erklärenden Verhaltensweise. Das Wieder-Einwandern der fertilgewordenen Arbeitergruppe in den Duftkreis der ♀ lässt sich aber aus der Hypothese der Weitergabe der profertilen Stoffe verstehen. Die eierlegenden ♂ nehmen die profertilen Stoffe auf und verbrauchen sie, womit die Situation kopiert wird, die sich einstellt bei der Fütterung einer ♂ aus der nächsten Umgebung der ♀ von einer anderen ♂, wobei der ♀-Duft nicht die Fütterung einer anderen ♂ hindert.

Ueber die Fertilisierung einzelner ♂ in den weisellosen Gruppen lassen sich nur schwer Vorstellungen machen. Innerhalb jeder Population sind ♂ vorhanden, die sowohl durch ihre Körpergrösse wie auch in ihrer ganzen Anatomie königinnenähnlicher sind als der Durchschnitt der Arbeiterinnen (BIER, 1953). Diese Makroergaten sind die Eiproduzenten der weisellosen Arbeitergruppen (PRICER, 1908). Es bleibt offen, ob diese ♂

(1) Für das schnelle Nachlassen der ♀-Duftes spricht der Versuch mit zwei weisellosen Gruppen im Drahtgazenest (S. II), wo bereits nach 2 Tagen jegliches gegenseitiges Interesse erlischt. Wir können die unter dem Terminus „Nestgeruch“ zusammengefassten Erscheinungen nicht mit dem ♀-Duft gleichsetzen.

bei fehlender ♀ durch ihren Duft als Auslöser zur Abgabe der profertilen Stoffe wirken können, ob noch andere Auslöseschemen mitspielen (etwa die Körpergrösse), oder ob die Makroergaten die in den weisellosen Gruppen ziellos zirkulierenden profertilen Stoffe von sich aus aufnehmen. Bemerkenswert ist aber, dass auch bei streng monogynen Arten, sofern die weisellose Gruppe nur gross genug ist, stets mehrere ♀ zur Eiablage schreiten. Ein Aufrücken in einer streng hierarchischen Ordnung, wie die es PARDI (1948, u. a. a. O.) für *Polistes* beschrieben hat, scheint bei den Formiciden nicht zu erfolgen.

Die Larven können ähnlich Fertilitätshemmend wirken wie die ♀. Das Ausbleiben dieser Wirkung der Brut bei den *Leptothorax*-Arten, die ihre Larven mit ganzen Insektenteilen füttern, ist eine weitere Stütze für unsere Ansicht, dass die Arbeiterinnenfertilität durch einen von den ♀ selbst produzierten Stoff ausgelöst und nicht durch einen von der ♀ ausgehenden Hemmstoff unterbunden wird.

### Zusammenfassung.

Es wird die Eiablage weiselloser ♀ von *Leptothorax tuberum unifasciatus* und einiger anderer Arten untersucht. Die weisellosen ♀ legen mehr Eier als die Königin in einer gleichstarken ♀-Gruppe. Entweiselte ♀ brauchen einen gewissen Zeitraum (Inkubationszeit), bis sie fertil werden. Aus diesen Befunden geht hervor, dass die ♀ in natürlich zusammengesetzten Völkern steril sind. Der ♀-Duft allein kann die ♀-Fertilität nicht hemmen. Von der ♀ abgetrennte ♀ legen keine Eier, wenn ihnen täglich ♀ aus der Umgebung der ♀ zugesetzt werden. Zur Erklärung dieser Vorgänge wird die Hypothese der „profertilen Stoffe“ entwickelt und dem ♀-Duft eine wesentliche Rolle als Auslöser für ihre Weitergabe zugeschrieben.

### LITERATURVERZEICHNIS.

1950. ALTMANN (G. G.). — Ein Sexualwirkstoff bei der Honigbiene (*Z. f. Bienenforsch.*, **1**, 24-32).
1953. BIER (K.). — Vergleichende Untersuchungen zur Fertilität der Ameisenarbeiterinnen (*Zool. Anz.*, **150**, 282-288).
1928. EIDMANN (H.). — Die Koloniegründung von *Formica fusca* L. nebst Untersuchungen über den Brutpflegeinstinkt von *Formica rufa* L. (*Zool. Anz.*, Wasmann-Festband, 99-114). — 1943. Die Ueberwinterung der Ameisen (*Z. Morphol. u. Ökol.*, **39**, 217-275).
1926. FRISCH (K. v.) und RÖSCH (G. A.). — Neue Versuche über die Bedeutung von Duftorgan und Pollenduft für die Verständigung im Bienenvolk (*Z. vergl. Physiol.*, **4**, 1-21).
1933. GÖSSWALD (K.). — Weitere Untersuchungen über die Biologie von *Epimyrma gösswaldi* Men. und Bemerkungen über andere parasitische Ameisen (*Z. wiss. Zool.*, **144**, 262-288).
1937. GÄTSCHE (W.). — Koloniegründung und Kastenbildung im Ameisenstaat (*Forsch. u. Fortschr.*, **14**, 223).

938. GÖTTSCH (W.) und KÄTHNER. — Die Koloniegründung der Formiciden und ihre experimentelle Beeinflussung (*Z. Morphol. u. Ökol.*, **33**, 201-260).
952. GRASSÉ (P.-P.). — La régulation sociale chez les Isoptères et les Hyménoptères (*Coll. internat.*, Paris, **34**, 323-330).
946. GRASSÉ (P.-P.) et NOIROT (Ch.). — La production des sexués néoténiques chez le Termite à cou jaune (*Calotermes flavicollis* F.) : inhibition germinale et inhibition somatique (*C. r. Acad. Sci.*, Paris, **223**, 869).
948. GREGOR (Mc E. G.). — Odour as a basis for orientated movement in ants (*Behavior*, **1**, 267-296).
942. HESS (G.). — Ueber den Einfluss der Weislosigkeit und des Fruchtbarkeitsvitamins E auf die Ovarien der Bienenarbeiterin (*Beih. Schweiz. Bienenzeit.*, **1**, 33-110).
- 950 a. LECOMTE (J.). — Attraction entre reine et ouvrières d'Abeilles (*Apis mellifica*) (*C. R. Acad. Sci.*, Paris, **231**, 802-804). — 1950 b. Sur le déterminisme de la formation de la grappe chez les Abeilles (*Z. f. vergl. Physiol.*, **32**, 499-506).
952. LÜSCHER (M.). — Die Produktion und Elimination von Ersatzgeschlechtstieren bei der Termite *Kalotermes flavicollis* Fabr. (*Z. f. vergl. Physiol.*, **34**, 123-141).
952. MÜSSBICHLER (A.). — Die Bedeutung äusserer Einflüsse und der Corpora allata bei der Afterweiselenstehung bei *Apis mellifica* L. (*Z. f. vergl. Physiol.*, **34**, 207-221).
948. PARDI (L.). — Dominance order in Polistes wasps (*Physiol. Zoology*, **21**).
950. PEACOCK (A. D.) and BAXTER. — Studies in Pharaoh ant, *Monomorium pharaonis* L. 2. Methods of recording observations on artificial colonies (*Ent. mon. Mag.*, **86**, 129-135).
908. PRICER (J. L.). — The life history of the carpenter ant (*Biological Bull.*, **14**, 177-218).
944. SCHNEIRLA (T. C.). — The Reproductive Functions of the Armyant Queen as Pace-Makers of the Group Behavior Pattern (*J. New York Ent. Soc.*, **52**, 153-192).
891. WASMANN (E.). — Parthenogenese bei Ameisen durch künstliche Temperaturverhältnisse (*Biol. Centr.*, **11**, 21-23).
928. WEYER (F.). — Untersuchungen über die Keimdrüsen bei Hymenopterenarbeiterinnen (*Z. wiss. Zool.*, **131**, 345-501).
937. WHEELER (W. M.). — Mosaics and other anomalies among ants (*Harvard, Univers. Press. Cambridge, Mass.*).
-





# REMARKS ON THE INTERNAL PHYLOGENY AND SUBFAMILY CLASSIFICATION OF THE FAMILY *FORMICIDAE*

W. L. BROWN Jr.

*Museum of Comparative Zoology,  
Harvard University.*

## INTRODUCTION

At present, the most widely accepted subfamily classification of the *Formicidae* is that gradually evolved over many years by MAYR, FOREL and EMERY and refined most recently by W. M. WHEELER (1920, 1923). Eight subfamilies are distinguished: *Ponerinae*, *Cerapachyinae*, *Dorylinae*, *Leptanillinae*, *Pseudomyrmecinae*, *Myrmecinae*, *Dolichoderinae* and *Formicinae*. CLARK has raised anew or resurrected seven additional subfamilies in his work of 1952: *Myrmeciinae*, *Nothomyrmecinae*, *Eusphinctinae*, *Amblyoponinae*, *Discothyrinae* (!), *Odontomachinae* and *Aneuretinae*. Of these, I am willing, to accept as a valid and useful subfamily only the *Myrmeciinae*. The present incomplete state of our morphological knowledge renders the remainder of his judgments premature. Actually, CLARK's 15-subfamily classification is founded almost entirely upon Australian representatives, although the Australian fauna, rich and varied as it is, can be only a poor fractional basis for a classification aiming to cover the whole world fauna. Several of CLARK's subfamilies have enjoyed supratribal rank in the past, and such rank might be argued for them even now, but there seems to be scant excuse even for tribal rank in the case of the *Eusphinctinae* or the *Discothyrinae*, let alone elevation of these groups as subfamilies. Furthermore, both names appear to violate nomenclatorial custom, which demands that tribes take their names from the oldest included genera.

Such immoderate and arbitrary subfamily revisions as CLARK's are not likely to gain the support of many myrmecologists, but they may be fairly taken as overdue signs of revolt against the inadequacy of the present classification as an expression of phylogenetic relationships and as a useful foundation for practical keys. It is my purpose here to offer some opinions concerning the relationships of the ant subfamilies. These opinions are based on more than fifteen years' work with ants in museum and library as well as in the field, and on new and old morphological evidence, habits of the insects, and many less tangible impressions gained through correspondence and conversations with colleagues and in my own studies. It

will no doubt be felt by some myrmecologists that the evidence presented with these opinions is sometimes too slight for the purposes to which it is put. Nevertheless, I feel that an informal statement at this time may afford other workers the chance to stack more or less new ideas against impressions gained from their own independent studies. Any discrepancies will, it is hoped, soon lead to fruitful discussion and investigation that should eventually bring the classification closer into line with phylogenetic reality.

### The *Myrmeciinae*.

I consider the genera *Myrmecia* Fabricius, *Prionomyrmex* MAYR and *Nothomyrmecia* CLARK to constitute a single subfamily, the *Myrmeciinae*. These ants, living and fossil, are the most generalized forms we know today in both their anatomy and their habits. They possess a strong, well developed sting and have the maximum number of clearly differentiated alitruncal sclerites, separated by strong sutures in the worker as well as the female. All possess the maximum numbers of palpal segments found in ants (6 maxillary, 4 labial) and the primitive number for antennal segments (12 in female and worker, 13 in male) in common with many related aculeate groups. The middle and posterior tibiae each bear a pair of apical calcariae, and each tarsal claw has a strong median tooth. The known wings possess a full complement of veins, except that the first radial crossvein is lost in some species. The crossvein *cu-a* is lined up with or very close to the point of divergence of the first free abscissa of *M*. No other ants have a more complete constant venation. The males have notaulices and parapsidal furrows on the mesonotum, and their genitalia include all the characteristic formicid elements as well-developed structures. All castes are usually large in size, with large eyes, and all have moderately heavy integument, distinctly sculptured over the head and alitrunk and usually over the petiolar node, while the gaster is characteristically smooth and shining.

In habits, the known myrmeciines are probably primitive for ants, and the method of nest foundation forces the founding queen to leave the nest in search of food for herself and for the first brood. Apparently the adults feed largely on nectar, while the larvae are given dead insects as their chief food. Communication between individuals appears to be limited when compared to the relations observed in the colonies of some other subfamilies of ants, and the foraging activities are carried out by individuals, not by groups [HASKINS (C. P.) and HASKINS, (E. P.) 1951]. The female and worker castes are often connected by a series of intermediate forms, and the workers may vary considerably in size and slightly in allometric characters, so that worker polymorphism is often more or less evident (WILSON, 1953).

The *Myrmeciinae* are divided into three tribes, each to its single nominate genus. The Baltic Amber *Prionomyrmecini* include a single species, *Prionomyrmex longiceps* MAYR, in which the postpetiole is constricted behind,



the eyes are placed near the middle of the sides of the head, and the mandibles are elongate-triangular, with serially dentate opposable apical (masticatory) borders. The *Nothomyrmecini* (equal to subfamily *Nothomyrmecinae* and tribe *Nothomyrmecii* of CLARK) also include only a single known species, *Nothomyrmecia macrops* CLARK, of which the two reported specimens were collected at an unknown locality somewhere between Eucla and Esperance, just inland from the southern coast of Western Australia. This remarkable ant, described in 1934, remains known only from these two type workers despite attempts by several interested collectors, including myself, to recover it in the vicinity of Esperance and to the east of that town. The head of this species is essentially like that of *Prionomyrmex*, but the postpetiole is fully incorporated into the gastric tagma without a trace of a constriction. This condition is like that seen in the *Formicinae* and *Dolichoderinae*, and may or may not be the primitive one for ants as a family. At any rate, *Nothomyrmecia macrops* appears to satisfy nearly all conditions demanded of an ancestral stock leading to the *Dolichoderinae* and *Formicinae*, and there is reason to believe that a form with ocellate workers, but otherwise very much like *Nothomyrmecia* and closely related to it, gave rise to the two important higher families.

The third tribe in the *Myrmecinae* includes the well-known Australian bull-ants of the genus *Myrmecia* (various other genera or subgenera seem to be no more than vague species-groups within *Myrmecia*). The tribe *Myrmecini* is characterized in the female-worker castes by the very large eyes, occupying approximately the anterior half of the sides of the head, and by the long, slender mandibles, variously dentate on their inner margins, which are not squarely opposable but are usually crossed over one another at full closure. The postpetiole is as in *Prionomyrmex*, constricted behind and therefore separate from the gastric tagma. The three tribes form a relational series, with *Prionomyrmex* intermediate and combining characters of the two extremes. It seems probable, but not certain, that the triangular, serially dentate mandibles and medially placed eyes are more primitive than the condition seen in *Myrmecia*. The *Myrmecini* may represent a relatively late offshoot of the line, but there is no solid evidence for this one way or the other.

### The *Pseudomyrmicinae*.

The constriction of the postpetiole posteriorly leads to the formation of an abdominal pedicel with two segmental elements (nodes), characteristic of the *Myrmicinae* and the *Pseudomyrmicinae* as well as the *Myrmecini*, *Prionomyrmex* and some other groups. On the basis of this structure of the pedicel, as a matter of fact, the *Myrmicinae* and *Pseudomyrmicinae* have always been related. There seems no other reason why these two subfamilies should be considered close, and if one grants that the

binodal pedice may have arisen convergently, then the way is cleared to considering other relationships for the pseudomyrmecines and myrmecines. I believe that there is no close connection between the two, and feel instead that the pseudomyrmecine ancestors were binodally pedicellate myrmeciines of the same stock which gave rise to *Myrmecia* and *Prionomyrmex*. An examination of a primitive *Pseudomyrmex*, such as *P. mutilloides* EMERY, in conjunction with any *Myrmecia* species, and considering all castes of both sexes, reveals very striking correspondences in structural details. I invite my colleagues to make this comparison, since it is far more convincing than any amount of verbal description. See also EMERY's discussion of 1877, which he later (1911) modified after criticism from MAYR.

#### « The MYRMECIOID COMPLEX ».

If my conclusions are correct, we shall have to assume that three important subfamilies, *Dolichoderinæ*, *Formicinæ*, and *Pseudomyrmecinæ*, are descended from myrmeciine ancestors. Anatomical divergence at the base of the *Myrmeciinæ* involved mainly the postpetiole, which became modified as a node of the pedicel on one side, and became or remained an undifferentiated part of the gaster on the other. The line from the first side led to *Myrmecia*, *Prionomyrmex* and the *Pseudomyrmecinæ*, while that from the second gave rise to *Nothomyrmecia*, to the *Dolichoderinæ* through the tribe *Aneuretini*, and, either directly or through the *Aneuretini*, to the *Formicinæ*.

In spite of the rather fundamental split based on the character of the postpetiole, I believe that the *Nothomyrmeciini* should be regarded as an element within the *Myrmeciinæ*. *Nothomyrmecia* is very conservative in other respects, and is so like the other myrmeciines that one feels the postpetiolar differences had slight biological significance in themselves, so long as other modifications had not been imposed like those fundamental internal ones characterizing the dolichoderines and formicines. I regard the subfamilies *Myrmeciinæ*, *Dolichoderinæ*, *Formicinæ* and *Pseudomyrmecinæ* as composing one phylogenetic unit, which may be called the "Myrmecioid Complex" for convenience. The common characters of the primitive members of each of the subfamilies in this complex are surprisingly numerous and obvious, even under superficial consideration. T. EISNER is now investigating the structure of the proventriculus in representatives of the complex, and his work is shedding light on the origin of this organ, so well developed in the three higher subfamilies.

#### The *Ponerinæ*.

I understand the subfamily *Ponerinæ* to include the elements so placed by WHEELER (1922), with the exception of the *Myrmeciini* and the *Cylin-*

*dromyrmicini*. The groups making up the *Ponerinae* are extremely heterogenous, but I feel nevertheless that CLARK's subfamilies *Amblyoponinae*, *Discothyrinae*, *Odontomachinae* and *Ponerinae* should be considered as tribes within one subfamily, at least until more information concerning their morphology is available. The tribe *Amblyoponini* contains some species with very primitive characters in the wing venation and particularly in the structure of the petiole. The shape and both anterior and posterior attachments of the typical amblyoponine petiole may be more primitive even than those of the *Myrmeciini*, especially when the striking resemblance of this segment to those of primitive tiphiid wasps (*Anthobosca*, *Diamma*) is considered. In other characters, the amblyoponines show basic specialization for hypogaecic existence as wholly carnivorous foragers, and in one genus, *Onychomyrmex*, development of legionary habits has brought about structural modifications of larvae and adult workers and females ("diehtadiiforms") showing a remarkable convergence with corresponding doryline phases.

While at first sight the *Amblyoponini* may appear sufficiently distinct as a group to deserve subfamily rank, widened survey soon discloses that the tribe *Typhlomyrmicini* (BROWN, 1953) has characters intermediate between those of the *Amblyoponini* on one hand and of the remainder of the ponerines on the other. The enigmatic genus *Dorylozelus* FOREL, inadequately described, also has features that might be taken as intermediate, and in this connection, the *Prionopelta*-like mandibles so sketchily drawn by INEZ FOREL (FOREL, 1915) are intriguing. The wing venation of the genus *Typhlomyrmex* is also interesting in that the first free abscissa of *M* arises distinctly basad of cross-vein *cu-a*, unlike that of normal ponerines, but suggestive of the condition characterizing the doryline wing. Mann's brief field note of 1922, in which he mentions *T. robustus* foraging under the bark of a rotten log "in files," may or may not indicate that this species follows a legionary mode of life. It is not impossible that *Typhlomyrmex* is the relict of a group derived from the amblyoponines, and from which were derived in turn other large and important groups. Too little is known about the anatomy and biology of *Typhlomyrmex* at present to allow anything more than the most rarified speculation concerning its phylogenetic significance, but the genus is certainly worthy of detailed study.

Other ponerine tribes seem to be more or less closely inter-related, but not all the details are clear. I have recently altered the composition of the *Platythyreini*, an undoubtedly archaic tribe, to include genera formerly placed in other tribes (BROWN, 1952), and I believe that the platythyreines show relationships to both the *Ponerini* and the *Ectatommini*, particularly to the latter. The *Ponerini* and *Leptogenyini* are also close together, and both show distant affinities with primitive *Odontomachini*. The *Ectatommini* should include *Paraponera* (see also WEBER, 1946), a genus customarily placed in a separate tribe, and the *Proceratiini* are so close that they may eventually have to be considered as mere specialized ecta-



tommines. The *Ectatommini* appear to be the stock from which the *Myrmecinae* developed at an early stage (BROWN, 1950), since many characters link them, and the fossil genus *Agroecomyrmex* seems to provide a transitional form.

### « The PONEROID COMPLEX ».

The relationships of the *Ponerinae* to the Myrmecoid complex are not very clear, but numerous characters, including the wing venation and the metapleural glands, show that they had a common ancestry. All ants seem to be related either to the Myrmecoid Complex or to the *Ponerinae*. There seems to be no doubt that the family *Formicidae* is a monophyletic one in the sense that the individuals composing the single ancestral population carried the formicid characters and were social in habits, and would therefore, if living today, be recognized as true ants. The Poneroid Complex is here considered to include *Ponerinae*, *Cerapachyinae*, *Myrmecinae*, *Dorylinae* and *Leptanillinae*.

### The *Cerapachyinae*.

In the past, I have considered the curious Cerapachyine group to be just another tribe among the *Ponerinae* (BROWN and NUTTING, 1950). I still feel that such a placement for the group is arguable, and we may ultimately return permanently to the position of EMERY (1911) in considering the cerapachyines as aberrant ponerines. KUSNEZOV (1952) has disagreed with my opinion on the cerapachyine placement, but his argument is largely irrelevant because it is based almost entirely on the characters of the single aberrant genus *Acanthostichus*, with particular emphasis on the dichthadiiform females among the few known species. It is now known that several cerapachyine genera, like *Phyracaces*, produce normal winged or ergatoid females according to species, and that many (if not all) cerapachyines follow a nomadic or legionary existence. As in the widely separated legionary species in the ponerine genera *Onychomyrmex* (see above) and *Simopelta* (BORGMEIER, 1950), the cerapachyines show adaptive structural modifications in the worker, female and larva, and to a lesser extent in the male where this caste is known, that can easily be defended as convergent and correlated with convergent modes of life. Similarities in structure and behavior have been emphasized by students of adult and larval morphology who have believed at one time or another that the cerapachyines represent a stock transitional between the *Ponerinae* and the *Dorylinae* (EMERY, 1901; W. M. WHEELER, 1920; G. C. WHEELER, 1950). Granting numerous similarities between some dorylines and some cerapachyines, I have nevertheless refused to accept the hypothesized cerapachyine origin for the dorylines (BROWN and NUTTING, 1950; BROWN,

1950), and I am still refusing to accept it. Not only do the cerapachyines show divergent and more advanced reduction in the wing venation and in the elements of the alitruncal wall, but even the larvae of certain genera show fundamental reduction in the vestigial legs and gonopods that have been found well developed in doryline genera (G. C. WHEELER, 1938, 1950). Proponents of the cerapachyine origin for the army ants must overcome these and other serious morphological objections.

It is possible, however, to support the cerapachyines as a weak subfamily on an entirely different basis, and in view of the fact that myrmecologists have acquired the habit of considering them distinct from the ponerines as a subfamily, I am glad to do so if only to maintain reasonable stability in the classification. I refer to the pygidium of the worker, which is more or less flattened or impressed toward its apex, and is bordered apically, at least on the sides, by serially arranged small to minute spinules. During 1950 and 1951, I canvassed several myrmecologists privately in an attempt to determine just how universal the pygidial spinulation is among cerapachyines, but I received few satisfactory answers. Following discussion between us, CLARK (1952) used the pygidial character in his subfamily key (*loc. cit.*), although at that time our knowledge concerning the universality of the character, and indications of its exclusiveness to the cerapachyines, were very incomplete. I have since been able to confirm the presence of the character over a much wider representation of the group, including members of all genera and subgenera of cerapachyines. In the genus *Simopone*, the pygidial spinules may be reduced to two very small units on each side (*S. baxeri* Menozzi or a nearly allied species from the Philippines), but even this reduction does not alter the value of the character. *Paraponera* possesses a fringe of stout spinules around the edges of the pygidium, but close inspection shows that these arise, not from the pygidium, but from the sternal plate beneath. Certain species of *Pachycondyla* are convergently similar in pygidial structure to the cerapachyines, but are otherwise quite different. I have not yet been able to examine all cerapachyine species, so there may yet prove to be one or more exceptions to this character. Furthermore, some few non-cerapachyines not yet studied may show structures of a similar nature that would make difficult the use of the character in a key. Reports on the rarer craepachyine and ponerine species by specialists who have access to them will eventually clear this matter up, but meanwhile employment of the pygidial spinulation as a group character seems to be justified. It will be noticed that under this arrangement the *Cylindromyrmecini*, placed by WHEELER in the *Ponerinæ* in 1922, will revert to the *Cerapachyinae*, and thereby the complaints of WHEELER (*loc. cit.*) and CREIGHTON (1950) concerning identification of the cerapachyines as a distinct group appear to be met satisfactorily.

### The *Dorylinæ*.

At present the precise affinities of the *Dorylinæ* are unknown, and even the relationships among the tribes within the subfamily are uncertain. It is not beyond possibility that the dorylines are diphyletic. If a relationship has to be guessed, I should prefer to derive the subfamily either as one or two phyletic groups from the Poneroid Complex, although a Myrmecoid origin is not wholly impossible. As has already been mentioned, the genus *Typhlomyrmex* shows doryline tendencies in its wing venation and other characters, but these may be merely convergent. *Aenictogiton* EMERY does not appear to be a doryline group, as has long been maintained; it may represent the males of a cerapachyine or ponerine genus.

There should appear within a short time important papers from BORGMEIER and from RAINIER and VAN BOVEN on the principal doryline groups. It is hoped that these works will offer a survey of morphological features that have not hitherto received proper attention, especially the male genitalia, internal structures, and mouthparts. Without more such information, the relationships of the dorylines will remain largely problematic.

### The *Leptanillinæ*.

This little subfamily has suffered such drastic anatomical reduction in most of the usually valuable phylogenetic characters that it is doubtful whether we shall ever be certain of its true affinities. The habits of the species are such as to render their discovery highly fortuitous under present collecting methods, and it is possible that forms as yet unknown will reveal their ancestry more clearly. Until that time, however, subfamily rank for the *Leptanillinæ* may as well be maintained. Present opinion seems to favor relating this group to the *Dorylinæ*.

### The *Myrmicinæ*.

As already mentioned, the *Myrmicinæ* appear to represent a line or lines derived from a primitive ectatommine stock, although the situation is confused by the inclusion in the subfamily of certain highly aberrant groups (such as *Melissotarsini* and *Metaponini*) whose affinities are very uncertain. More generalized myrmicines have retained some primitive characters of the ectatommines, such as the very similar male genitalia, deep notaulices in the male, heavy and deeply sculptured integument in all castes, tendency toward development of paired propodeal teeth and metapleural lobes or teeth, well developed sting in female castes, pectinate calcariae on middle and posterior tibiae, etc. An important biological



adaptation in many myrmicine groups is the ability to utilize the starch of seeds and other vegetable sources as a major portion of the diet. This adaptation may be correlated with the absence of a complex proventriculus such as is found in other higher groups of ants. The starch-eating habit appears most likely to be a primitive potentiality among myrmicines, though it is very unevenly developed among the genera and has apparently been lost entirely in tribes like the Dacetini. The internal classification of the *Myrmicinae*, from tribal levels right down to the subspecies, is almost hopelessly confused and is borne down by a tremendous weight of unrecognized synonymy. Specific synonyms frequently cross generic or even tribal limits as a reflection of the fact that these limits are often poorly marked or really nonexistent. Work now in progress will lead to the merging of several important tribes and genera that long have been artificially maintained to no useful purpose.

### The *Dolichoderinae* and *Formicinae*.

The probable origins of these groups have been discussed earlier. I believe that the *Aneuretini* should be retained as a tribe within the *Dolichoderinae* until we know much more than we do at present about aneuretine morphology and biology. The *Formicinae* are quite distinct from the *Dolichoderinae* by widely differing characteristics of the apparatus connected with the production and ejection of venomous and repugnatorial substances, and by the nature of the substances themselves. While these differences are largely internal, the female-worker formicines possess a characteristic nozzle-like projection at the tip of the gaster, terminating in a circular orifice frequently rimmed by a coronula of guard hairs. It should be noted, after EMERY, 1922 and BUREN 1944, that this poison outlet is distinct from the cloacal orifice and is situated ventral to the latter. It is formed by the inrolling of the posterior portion of the hypopygium (sternum of abdominal segment VII) to form an open-ended cone. That some (possibly all) formicines can spray liquid poison through this nozzle to a considerable distance is well known. In spite of the fact that this structure has been accurately characterized in the literature at least twice since 1922, most writers persist in misidentifying it as the "cloacal orifice." Lack of attention to this detail has caused dolichoderines to be described as formicines, and *vice versa*, on several occasions within the last two decades, and it even accounts for the erection of synonymous genera such as the "formicine" *Aphantolepis* WHEELER, which is actually based on a clearcut *Technomyrmex* of the *sophix* group. The infraocloacal nozzle is lacking among the *Dolichoderinae*, which apparently extrude their defensive fluid through the true cloacal orifice. As in most of the subfamilies, the tribes and genera of the *Formicinae* are in need of thorough revision, but that is another problem that cannot be discussed here.

The phylogenetic conclusions discussed above are schematized in a tentative tree (fig. 1); this diagram should be taken only as a suggestion of possible evolutionary lines, many of which are obviously of a highly speculative kind. While I realize fully that any part of this scheme may be overturned by a single morphological discovery in the future, I shall be

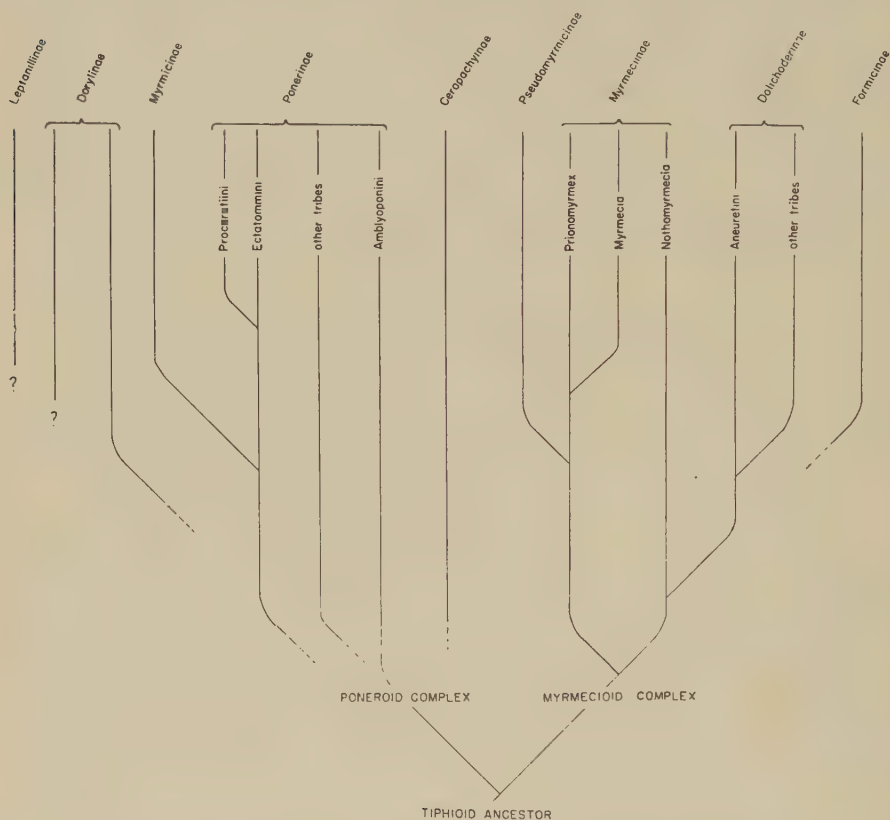


Fig. 1. — Tentative phylogenetic tree for the subfamilies of the *Formicidae*, including certain strategic tribes and genera. This diagram is based on the currently available information concerning all ant genera, both living and fossil, and from all adult phases and the known larvae. Wherever possible, statements in the literature have been checked against actual examples in the Museum of Comparative Zoology at Harvard University. Morphological criteria have been given the greatest weight.

satisfied if it serves only to shake the peculiarly fixed faith with which some myrmecographers regard the speculations of W. M. WHEELER and his predecessors.

In the body of this paper, I have not discussed the writings on ant phylogeny of MORLEY (1938, 1939) because I believe that they are not worth a serious lengthy critique. MORLEY bases his speculation chiefly on second-hand data, much of which is erroneous to begin with. This author's breath-taking chains of assumptions, beginning with the long-

discredited notion of a mutilloid origin for the ants (via *Mystrium*!), appear to have convinced few myrmecologists, and his notes constitute little more than just another of the many curiosities abounding in the myrmecological literature.

## ACKNOWLEDGEMENT

Mr. E. O. WILSON has my thanks for valuable suggestions and aid connected with the preparation of this article.

## REFERENCES CITED.

1950. BORGMEIER (T.). — *Revista Ent., Rio de Janeiro*, vol. **21**, p. 369-380, fig. 1-20.  
 1950. BROWN (W. L.). — *Wasmann Journ. Biol.*, vol. **8**, p. 243-246. — 1952. *Brev. Mus. Comp. Zool.*, no. **6**, p. 1-6. — 1953. *Psyche*, vol. **59**, p. 104.  
 1950. BROWN (W. L.) and NUTTING (W. L.). — *Trans. Amer. Ent. Soc.*, vol. **75**, p. 113-132, pl. 8-9.  
 1944. BUREN (W. F.). — *Iowa State Coll. Jour. Sci.*, vol. **18**, p. 279.  
 1934. CLARK (J.). — *Mem. Nat. Mus. Vict., Melbourne*, vol. **8**, p. 8, 17-20, fig. 1. — 1952. *Formic. Australia : I. Myrmeciniæ* (Melbourne, p. 13-20).  
 1950. CREIGHTON (W. S.). — The Ants of North Amer. (*Bull. Mus. Comp. Zool.*, vol. **104**, p. 28, 56-57).  
 1877. EMERY (C.). — *Bull. Soc. Ent. Ital.*, vol. **9**, p. 67-84, pl. 1. — 1901. *Ann. Soc. Ent. Belg.*, vol. **45**, p. 32-34. — 1911. *Genera Insectorum (Ponerinæ)*, fasc. 118, p. 1-125, pl. 1-3. — 1922. *Bull. Soc. Ent. Belg.*, vol. **4**, p. 62-65, fig. 1-3.  
 1915. FOREL (A.). — *Arkiv. f. Zool.*, vol. **9**, (16), p. 24-27, fig. 4.  
 1951. HASKINS (C. P.) and HASKINS (E. F.). — *Ann. Ent. Soc. Amer.*, vol. **43**, p. 461-491.  
 1952. KUSNEZOV (N.). — *Dusenja*, vol. **3**, p. 115-117.  
 1922. MANN (W. M.). — *Proc. U. S. Nat. Mus.*, vol. **61**, (13), p. 2.  
 1938. MORLEY (B. D. WRAGGE). — *Bull. Soc. Ent. France*, vol. **43**, p. 190-194, fig. 1-6, diagram. — 1939. *Bull. Soc. Ent. France*, vol. **44**, p. 83-88, fig. 1-9, diagram ; p. 114-118, fig. 1-8, diagram.  
 1946. WEBER (N. A.). — *Proc. Ent. Soc. Wash.*, vol. **48**, p. 4, pl. 1, fig. 1-10.  
 1938. WHEELER (G. C.). — *Psyche*, vol. **45**, p. 139-145, pl. 15-16. — 1950. *Psyche*, vol. **57**, p. 102-113, fig. 1-2, pl. 6.  
 1920. WHEELER (W. M.). — *Psyche*, vol. **27**, p. 46-55, fig. 1-3. — 1922. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. **45**, p. 631-710. — 1923. *Social life among the insects* (Harcourt, Brace, N. Y., p. 335).  
 1953. WILSON (E. O.). — The origin and evolution of polymorphism in ants (*Quart. Rev. Biol.*, vol. **28**, p. 136-156, 10 figs).





## NOTE ON THE EXCHANGE OF INGLUVIAL FOOD IN THE GENUS *MYRMECIA*

C. P. HASKINS and R. M. WHELDEN

*Union College, Schenectady, New York.*

Though certain ants commonly included among the *Ponerinæ*, such as the genus *Odontomachus* and its allies, are surprisingly highly specialized in many respects, it has been generally recognized for many years that the subfamily includes some of the most archaic and generalized of living *Formicidæ*. The "fine structure" of the communal organization of these forms is of peculiar interest to the student of invertebrate social evolution, for there is little doubt that the colonies of some of them represent the closest approximation to the archetype of Formicid society surviving to day. Perhaps the most archaic of all ants are those of the genus *Myrmecia*, so sharply circumscribed in structure, habits, and distribution that they have long been considered as a separate tribe among the *Ponerinæ* and have recently been considered by W. L. BROWN Jr. (1) as entitled to subfamily rank, standing close to the base of the *Formicidæ*. Their social organization has been studied in the field and in the artificial nest especially by CLARK (1925 *a*, 1925 *b*, 1927, 1928, 1934 *a*, 1934 *b*, 1943) and WHEELER (1916, 1932, 1933) and more recently by BROWN and by HASKINS (C. P.) and HASKINS (E. F.) (1950).

It has long been recognized that one of the most important elements in shaping and maintaining colonial organization among the social *Hymenoptera* is the exchange of ingluvial food substances among the adult members of the colony, and between adults and young. The passing of ingluvial food from adult to young was observed as early as 1742 by RÉAUMUR (1742) in the social wasps, and VON SIEBOLD (1871) described the feeding of larvae of *Polistes* with ingluvial food by the adult nurses. A reciprocal exchange between larva and adult was observed in all four subfamilies of the higher wasps by du BUYSSON (1903), JANET (1903) and ROUBAUD (1908, 1910 *a*, 1910 *b*, 1916). The last worker extended the general theory of the exchange of ingluvial nutriment to other social insects, called it oecotrophobiosis, and predicted that it would be found of great importance in maintaining colonial solidarity among the social insects in general. WHEELER in 1918 refined the concept further, proposed the name of trophallaxis, and then and throughout his life continued to provide numerous and illuminating examples among the higher ants, elevating the

(1) Personal communication.

concept to one of central importance in the biology of the social *Hymenoptera*. Recently the concept has been critically reviewed by BRIAN (M.V.) and BRIAN (A. D.) (1952) particularly with respect to its significance among the social wasps.

In view of the widespread occurrence of the exchange of ingluvial substances among adult and immature members of the colonies of so many social insects and its evident adaptive importance and evolutionary significance in several contexts, it is perhaps surprising that it has not been more extensively studied among the *Ponerinæ*, where its origins may very well be more clearly indicated than in other forms. It has been very generally assumed that it is precluded by both structure and habit among the more exclusively entomophagous Ponerines. We have failed to obtain unequivocal evidence of the exchange of ingluvial food between adult nurses, or from nurse to larva, in *Proceratium croceum* in the artificial nest (1930) and have not observed it in *Amblyopone australis* in the course of five years' observation (1951) or in *Stigmatomma pallipes* in the course of almost twenty-five years of work with that species (1928).

Recently G. LE MASNE (1948, 1952) has published two exceedingly interesting notes on the exchange of alimentary substances among the adults of *Ponera eduardi* Forel. In this form the males may be ergatoid, and LE MASNE has been able to show that not only males, but also workers and females, regularly receive ingluvial food from nest mates. The frequency of such exchanges, however, is much lower than among higher ants, the volume of liquid exchanged is smaller, and the method is less clear cut. Nevertheless, there can now be no doubt of the existence of the phenomenon even at so primitive a social level as the tribe *Ponerini* of the *Ponerinæ*. Confirmatory, though much less complete, observations were made by HASKINS (C. P.) (1931) in *Euponera gilva*, of the same tribe, while confirmatory evidence was obtained by HASKINS (C. P.) and HASKINS (E. F.) in *Brachyponera lutea* (1950), an aberrant member of the *Ponerini* in which the females are very much larger than the workers. There is some indication that the habit may be more widespread among the *Ponerinæ*. Thus O. F. COOK recorded the exchange of liquid (perhaps not ingluvial) food among adults of *Ectatomma tuberculatum* and we have made similar, though possibly less clear-cut, observations in *Rhytidoponera violacea*, also of the *Ectatommini*. Finally BORGMEIER recorded the feeding of larvae of *Odontomachus affinis* with ingluvial food by the adults, and we have found that isolated fertile females of *O. hæmotoda* are capable of rearing their first brood larvae to a considerable size (though not completely to maturity) when supplied only with dilute sucrose solutions.

Since it thus seems clear that trophallaxis exists in a primitive but none the less functional form among at least three tribes of the *Ponerinæ*, it became of peculiar interest to study the situation in the genus *Myrmecia*. The distribution of ingluvial food either from adult to larva or between adults was not observed either by CLARK or WHEELER, and it has generally been believed that the larvae of *Myrmecia* are fed entirely on insect prey,



while the adults forage independently and are very largely nectarivorous. Five years of rather careful observation of a number of species of *Myrmecia* in the artificial nest by HASKINS (C. P.) and HASKINS (E. F.) (1950) revealed no trace of ingluvial exchange within the colony. It is now clear, however, that such ingluvial exchange does regularly take place among adults in at least one species, *Myrmecia regularis*, and the feeding of such food to the larvae in two, *M. regularis* and *M. vindex*, though it is by no means easy to observe.

The feeding of larvae with ingluvial liquid was first observed in the former species in the artificial nest in a mature colony containing abundant larval brood, taken at Manjimup, West Australia, in May, 1952. Mature workers, when allowed a full meal of dilute solution of honey in water, regularly approached the brood pile and stood motionless over it. The mandibles were not everted, nor was any sign of regurgitation given save the appearance of a drop of nectar on the labrum. The larvæ promptly uncoiled, and, inserting their heads in the drop, quickly imbibed it. The process was continued for some time, when the worker returned to the honey supply.

The observation was later confirmed by including in the food a dilute solution of methylene blue. The dye accumulated in the larvae to the point where the contents of the mid-gut appeared deep blue, conspicuously visible through the integument, leaving no doubt that ingluvial food had been received. A further confirmation was obtained in studies of the details of colony foundation by isolated fertile females of *M. regularis*, as yet unpublished. It is possible for such females, when furnished only a dilute solution of honey, to rear their first-brood larvae approximately half way to maturity before they themselves perish, probably from protein deficiency. This would be manifestly impossible unless the larvae were, in this case, supplied entirely with ingluvial food by the adult. A similar observation has been made on an isolated female of *Myrmecia* (*Promyrmecia*) *mandibularis*, which reared its first brood approximately half way to maturity on ingluvial food alone. In this instance the larvae, rather than the adult, finally perished.

By subjecting mature colonies of *M. regularis* to sugar deprivation in the artificial nest and then supplying a single foraging worker with dilute honey containing methylene blue, the distribution of its crop contents to other adults on return to the nest has been repeatedly observed. The mandibles of the donor are parted, and a drop of ingluvial food appears and is imbibed by the recipients. In all cases observed, the *food donor*, but not the recipient, oscillated the fore feet rapidly in random movements, and the gaster was moved rapidly up and down as though stridulating. There was thus no "solicitation" with the forefeet by the recipient, such as characterizes the process among higher ants. As many as three individuals might receive food from a single donor simultaneously. There was no such alignment of donor and feeder as is typical in many higher ants. The whole process, in fact, was much cruder and less stereotyped,

but nevertheless entirely unmistakable. It was never seen in colonies which had continuous access to liquid food where the workers foraged individually. It must have occurred there, however, especially in the feeding of older queens, which have never been observed to leave the artificial nest to forage though young fertile females do so regularly under similar conditions.

*Myrmecia vindex* appears to be somewhat less socially specialized even than *M. regularis* in a number of respects. The females are fully winged and apparently engage in a normal dispersion and mating flight, without the curious secondary modifications of behaviour characteristic of *regularis*. There is noticeably less interaction among workers in *vindex* than in *regularis*. We have never been able to detect one adult of *M. vindex* administering ingluvial food to another, even under conditions where it has been repeatedly seen in *M. regularis*. The fact, however, that queens apparently never issued from adult colonies of *M. vindex* in the artificial nest to feed offered strong presumptive evidence that such distribution does occur, at least, to the female, and prompted further investigation.

It was not possible to demonstrate ingluvial larval feeding by the methylene blue technique employed successfully with *M. regularis*. When very dilute aqueous solutions of the vital stain neutral red were incorporated in the honey mixture, however, and this was provided as the only source of liquid food for several weeks, larvæ when dissected showed very marked staining of the contents of the mid-gut, while traces of the dye were found in the pharynx and œsophagus, and in the hind gut of two specimens (presumably via discharge from the Malpighian tubules). There can be no doubt that they had regularly received liquid food from the nurses, though its administration was never observed.

Thus it is evident that in at least three species of the *Myrmeciinae* the larvae receive ingluvial food from the nurses, and in one it is clear that the adults exchange such food with one another, much as do the higher ants, though in a far less perfected and stereotyped fashion. Since the adults actively lick the larval integument and the head capsule and mouthparts in all these species much as do higher ants, it may be said that trophallaxis, though primitive and generalized, is nevertheless fairly well developed among them. It is very probable that similar techniques of observation can eventually demonstrate it among most if not all other members of the genus.

The evidence of LE MASNE, BORGMEIER, COOK, and HASKINS (C. P.), together with that presented here, make it seem highly probable that trophallaxis, at least in a primitive form, exists in at least three "tribes" of the *Ponerinæ*, and in that strikingly archaic group, the genus *Myrmecia*. It is very probable that it will be found more widely spread than this among primitive ants, and that its apparent absence in a few forms, such as *Amblyopone*, *Stigmatomma*, and *Proceratium*, is consequent on a secondary specialization of the females of those genera to an exclusively entomophagous diet rather than a primitive condition. Such evidence emphasizes still further the

fundamental adaptive role which trophallaxis has played in the social evolution of the *Formicidæ*.

## BIBLIOGRAPHY.

1920. BORGMEIER (T.). — Zur Lebensweise von *Odontomachus affinis* Guérin (*Deutsch. Ver. Wiss. u. Kunst Sao Paulo*, p. 31-38).
1952. BRIAN (M. V.) and BRIAN (A. D.). — The wasp, *Vespula sylvestris* Scopoli : feeding, foraging, and colony development (*Trans. Roy. Ent. Soc. London*, vol. **103**, p. 1-26).
- 1925-1927. CLARK (J.). — The ants of Victoria. Three parts (*Victorian Naturalist*, vol. **42**, p. 58-64, 135-144, 1925 ; vol. **44**, p. 33-39, 1927). — 1928. Australian *Formicidæ* (*Jour. Roy. Soc. West. Australia*, vol. **14**, p. 29-41). — 1934 a. Notes on Australian ants, with descriptions of new species and a new genus (*Mem. Nat. Mus. Melbourne*, vol. **8**, p. 5-20). — 1934 b. Ants from Otway Ranges (*Mem. Nat. Mus. Melbourne*, vol. **8**, p. 48-73). — 1943. A revision of the genus *Promyrmecia* Emery (*Formicidæ*) (*Mem. Nat. Mus. Melbourne*, vol. **13**, p. 83-149).
1903. DU BUYSSON (R.). — Monographie des Guêpes ou *Vaspa* (*Ann. Soc. ent. Fr.*, vol. **72**, p. 260-288).
1928. HASKINS (C. P.). — Notes on the behavior and habits of *Stigmatomma pallipes* Haldemann (*J. N. Y. Ent. Soc.*, vol. **36**, p. 179-184). — 1930. Preliminary notes on certain phases of the behavior and habits of *Proceratium croceum* Roger (*Ibid.*, vol. **38**, p. 121-126). — 1931. Notes on the biology and social life of *Euponera gilva* Roger var. *harnedi* M. R. Smith (*Ibid.*, vol. **39**, p. 507-521).
1950. HASKINS (C. P.) and HASKINS (E. F.). — Note on the method of colony foundation of the Ponerine ant *Brachyponera* (*Euponera*) *lutea* Mayr (*Psyche*, vol. **57**, p. 1-9). — 1950. Notes on the biology and social behavior of the archaic Ponerine ants of the genera *Myrmecia* and *Promyrmecia* (*Ann. Ent. Soc. Am.*, vol. **43**, p. 461-491). — 1951. Note on the method of colony foundation of the Ponerine ant *Amblyopone australis* Erichson (*Amer. Mid. Nat.*, vol. **45**, p. 432-445).
1903. JANET (C.). — Observations sur les Guêpes, Paris.
1948. LE MASNE (G.). — Observations sur les mâles ergatoïdes de la Fourmi *Ponera Eduardi* Forel (*C. R. Acad. Sci.*, vol. **226**, p. 2009-2011). — 1952. Les échanges alimentaires entre adultes chez la Fourmi *Ponera Eduardi* Forel (*C. R. Acad. Sci.*, vol. **235**, p. 1549-1551).
1742. RÉAUMUR (R. A. F. DE). — Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes, Paris.
1908. ROUBAUD (E.). — Gradation et perfectionnement de l'instinct chez les Guêpes Solitaires d'Afrique du genre *Synagris* (*C. R. Acad. Sci.*, vol. **147**, p. 695-697). — 1910 a. Recherches sur la Biologie des *Synagris*. Évolution de l'instinct chez les Guêpes Solitaires (*Ann. Soc. ent. Fr.*, vol. **79**, p. 1-21). — 1910 b. Évolution de l'instinct chez les Guêpes Sociales d'Afrique du genre *Belonogaster* Sauss. (*C. R. Acad. Sci.*, vol. **151**, p. 553-556). — 1916. Recherches biologiques sur les Guêpes Solitaires et Sociales d'Afrique (*Ann. Sci. nat.*, vol. **10**, 1, p. 1-160).
1871. VON SIEBOLD (C. T. E.). — Beitrage zur Parthenogenesis der Arthropoden, Leipzig.
1916. WHEELER (W. M.). — The marriage flight of a bull-dog ant (*Myrmecia sanguinea* F. Smith) (*Jour. Animal Behavior*, vol. **6**, p. 70-73). — 1918. A study of some ant larvæ, with a consideration of the origin and meaning of the social habit among insects (*Proc. Amer. Phil. Soc.*, vol. **57**, p. 293-343). — 1932. How the primitive ants of Australia start their colonies (*Science n. s.*, vol. **76**, p. 532). — 1933. Colony founding among ants. (*Harvard University Press*, Cambridge, Mass.).





# L'ENREGISTREMENT THERMIQUE CONTINU DANS LES POPULATIONS D' « *APIS MELLIFICA* », AU COURS DE L'HIVERNAGE (1)

Par Pierre LAVIE

*Station de Recherches apicoles, Bures-sur-Yvette (Seine-et-Oise).*

L'Abeille, quelle que soit la saison, régularise la température de sa ruche en l'élevant ou en l'abaissant selon les circonstances. C'est parmi les insectes sociaux celui dont le nid est le plus isotherme. Au cours de ce travail, nous nous contenterons d'envisager la lutte contre le froid dans une ruche normale standard.

## *Travaux antérieurs.*

RÉAUMUR avait déjà précisé que, dans la grappe hivernale, les températures étaient comprises entre  $+ 13^{\circ}$  et  $+ 24^{\circ}$ . Les premières mesures thermométriques prolongées effectuées dans la ruche datent de 1914 (GATES), mais il ne s'agit pas là d'enregistrements continus. GATES a travaillé en effet avec des thermomètres à mercure ; mais ses quelques relevés journaliers, répartis sur une année, ne sont pas suffisants. LEUENBERGER note des températures variant de  $+ 13^{\circ}$  à  $+ 30^{\circ}$  au centre de la grappe. LAMMERT a prétendu qu'il existait dans la ruche en hiver un cycle de régulation thermique de vingt-deux à vingt-trois heures. D'après cet auteur, lorsque le centre du groupe se refroidit jusque vers  $+ 13^{\circ}$ , les Abeilles « se réveillent », déploient une grande activité musculaire ; la température remonte alors rapidement ; à ce moment, les ouvrières consomment du miel et s'engourdissent à nouveau en laissant baisser lentement la température. Pendant un cycle de LAMMERT, une colonie moyenne utiliserait 20 grammes de miel. Mais ce sont principalement les travaux de HESS et de HIMMER (1926) qui ont élucidé la question d'une manière plus précise. Ces auteurs ont tout d'abord confirmé les données de GATES. D'après eux, la température de la périphérie de la grappe peut s'abaisser à  $+ 8^{\circ}$  avant que les Abeilles ne se mettent en mouvement. Ils ont précisé que la partie la plus froide de la grappe d'Abeilles est son pourtour et la zone la plus chaude le centre où la température varie de  $14^{\circ}$  à  $30^{\circ}$ . La température dans la grappe ne descend jamais en dessous de  $+ 8^{\circ}$  ou  $+ 9^{\circ}$ , c'est-à-dire reste toujours supérieure à la limite d'activité de l'Abeille ( $7^{\circ}$  à  $8^{\circ}$ ). La production de chaleur correspond aux abaissements de température extérieure, donc la température de la grappe et la tempé-

(1) Mémoire déposé en 1953.

rature ambiante varient en sens inverse. BÜDEL a étudié récemment d'une manière très minutieuse, à l'aide de thermocouples, la thermogenèse de la ruche, et ses nombreuses publications confirment les travaux de HIMMER et de HESS, notamment la variation inverse des températures entre le centre de la grappe et l'air ambiant pendant l'hiver.

## TRAVAUX PERSONNELS

### *A. — Appareillage et technique. Causes d'erreurs.*

Nous avons entrepris des mesures de température dans les ruches, en 1950, au moyen d'un thermomètre enregistreur à sonde. La mesure de la

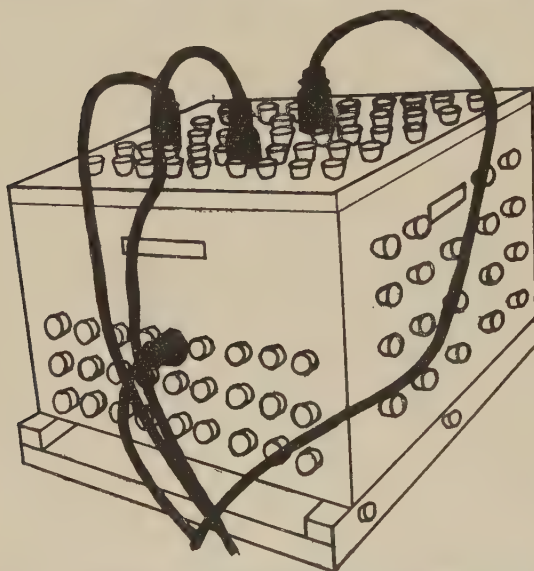


Fig. 1. — Schéma de l'appareillage : une ruche équipée pour les mesures thermiques.

température est basée sur la variabilité de la résistance d'un circuit électrique en fonction de la température. Fig. 1. L'appareil du laboratoire disposait de six sondes, ce qui permet des mesures en six points différents dans une même ruche, ou dans six ruches différentes. Les prises de température ont lieu toutes les minutes en chaque point, ce qui nous permet d'obtenir des courbes très détaillées. La précision de l'appareil est suffisante pour les besoins expérimentaux. Il existe d'ailleurs des causes d'erreur, dues aux déplacements du groupe

d'Abeilles, plus importantes que celles tenant à l'appareillage et difficiles à éliminer totalement.

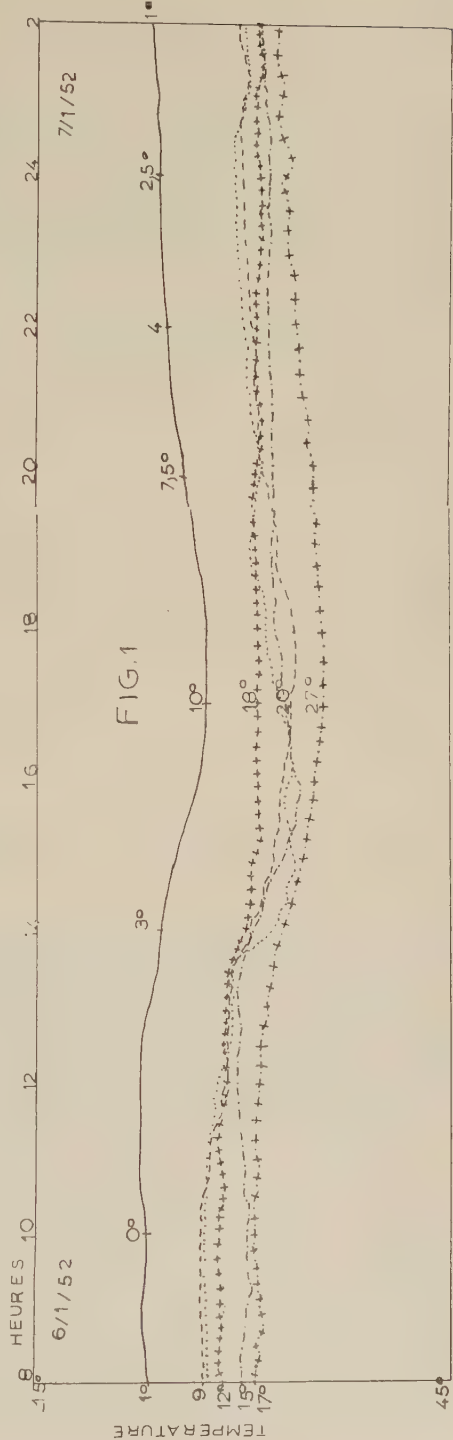
En effet, pendant l'hivernage, les Abeilles n'occupent pas toujours la même position et ne sont pas toujours groupées dans une même zone. Cela tient, d'une part, aux déplacements qu'elles doivent effectuer sur les rayons de miel pour se nourrir et, d'autre part, à des regroupements au hasard après une dissociation de la grappe. Lors d'un adoucissement de la température, les Abeilles se déplacent à l'intérieur de la ruche et ne restent pas groupées. S'il survient assez brusquement une période froide, elles se regroupent alors en un point quelconque et qui n'est pas obligatoirement bien pourvu de nourriture. Il peut même arriver qu'il se forme deux groupes. LEUENBERGER avait d'ailleurs signalé ces faits, qui risquent de fausser les mesures thermiques. D'après cet auteur, les Abeilles se mettent



en boule, leur partie postérieure tournée vers l'extérieur. Cette disposition évite les pertes calorifiques, peu importantes si l'essaim est tranquille. Si la grappe se dissocie, la consommation du miel et la mortalité augmentent. Ces déplacements assez fréquents des Abeilles dans la ruche au cours de l'hiver m'ont amené à utiliser des ruches préparées spécialement afin de suivre les migrations à chaque fois que cela est nécessaire. Les ruches sont d'un type standard (Dadant 10 cadres), simplement percées sur toutes leurs faces de nombreux trous obturés par des bouchons de liège, ce qui permet non seulement de placer les sondes thermiques dans n'importe quel point de la ruche, mais de vérifier, sans déranger les Abeilles, la position de la grappe à l'intérieur même par temps très froid. Il est nécessaire d'enduire de cire les gaines protectrices des sondes, car les Abeilles évitent le contact des objets métalliques.

L'enregistreur se trouve à distance, à l'abri des intempéries. Il fonctionne jour et nuit et trace des courbes pendant plus de vingt jours, sans qu'il soit nécessaire de changer les bandes de papier graphique. La température extérieure est mesurée sous l'abri météorologique de la station, à une vingtaine de mètres de l'emplacement des ruches étudiées.

Fig. 2. — Influence de la température extérieure en hiver sur les courbes thermiques de cinq colonies d'Abeilles (température prise au centre de la grappe). Variation brusque entre 10 heures et 17 heures. Noter les différences entre les colonies. En trait plein la température extérieure.



### B. — Comparaison entre la température extérieure et celle de la grappe.

J'ai constaté que le cycle de LAMMERT ne se retrouvait pas d'une manière régulière dans la colonie d'Abeilles. Il semble en effet que la température de la grappe dépende uniquement de la température extérieure. Les courbes prises à l'extérieur et dans la grappe sont parallèles, avec un léger décalage dans le temps (celles de la grappe sont bien entendu au-dessus de l'extérieur). J'ai vérifié ce fait sur six ruches en même temps, au cours de l'hiver 1951-1952.

Les colonies, de forces inégales, étaient placées dans des conditions identiques sur une terrasse. A partir du 4 janvier 1952, il semble exister

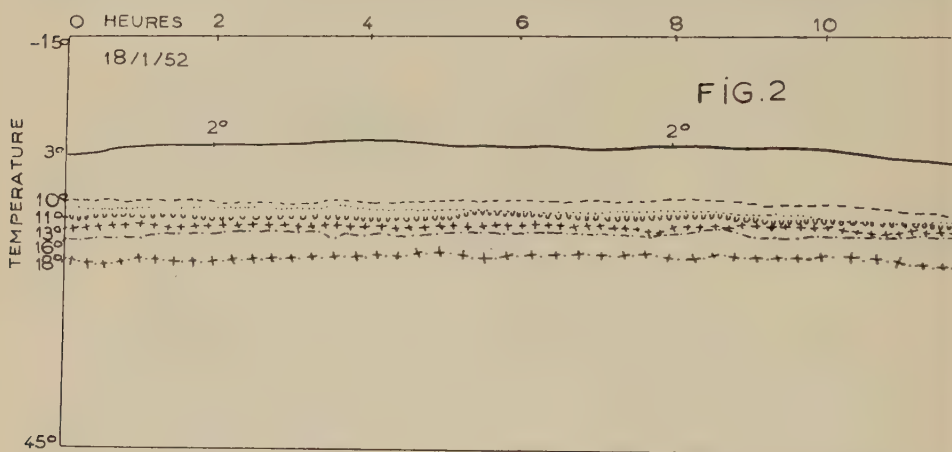
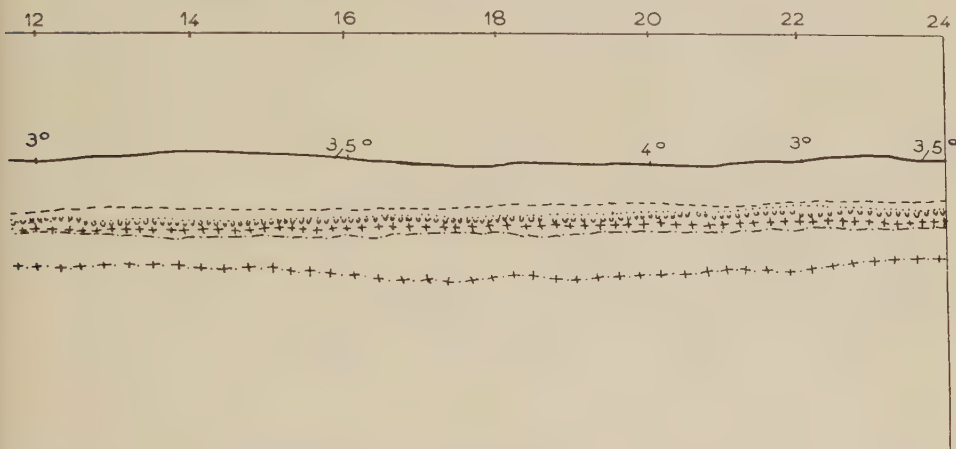


Fig. 3. — En hiver, lorsque la température extérieure est stable, les courbes thermiques correspondantes des colonies chaudes et froides. En trait

un cycle de LAMMERT, mais, après une comparaison entre les courbes de température des ruches et celle de la température extérieure pendant la même période, on s'aperçoit que les inflexions correspondent exactement à celles de la courbe de la température prise sous l'abri météorologique. Le 4 janvier 1953, je retrouve ce cycle, mais il n'existe pas le 5 janvier 1953. Je le retrouve le 6 janvier 1953, mais il disparaît les 7, 8, 9, 10 et 11 janvier 1953. Enfin il existe du 12 janvier 1953 au 15 janvier 1953. Pendant ce temps, on peut constater que la température extérieure n'a subi des variations notables et brusques que les 4, 6, 12, 13, 14 et 15 janvier 1953. On remarque notamment que, du 7 au 11 janvier 1953, la température sous abri ayant varié entre les limites  $+1^{\circ}$  et  $+11^{\circ}$  et très graduellement, les courbes thermiques dans les ruches pendant ce même temps sont des droites presque parfaites. La période suivante, du 17 au 25 janvier 1953, est beaucoup plus démonstrative. Pendant huit jours, la température sous abri n'a varié qu'entre  $-1^{\circ}$  et  $+5^{\circ}$  et très graduellement. Pendant ces huit jours, les six ruches ont présenté des courbes thermiques sans le moindre accident :

La ruche n° 1 se maintenant entre  $+ 8^{\circ}$  et  $+ 10^{\circ}$ .  
 La ruche n° 2 se maintenant entre  $+ 17^{\circ}$  et  $+ 19^{\circ}$ .  
 La ruche n° 3 se maintenant entre  $+ 11^{\circ}$  et  $+ 13^{\circ}$ .  
 La ruche n° 4 se maintenant entre  $+ 12^{\circ}$  et  $+ 13^{\circ}$ .  
 La ruche n° 5 se maintenant entre  $+ 14^{\circ}$  et  $+ 18^{\circ}$ .  
 La ruche n° 6 se maintenant entre  $+ 11^{\circ}$  et  $+ 18^{\circ}$ .

J'ai constaté clairement qu'il n'existe que rarement un rythme ou cycle comme l'ont écrit certains auteurs. Je pense que des variations de température brusques de  $5^{\circ}$  à  $10^{\circ}$  en l'espace de une ou deux heures sont seules capables de causer dans la colonie d'Abeilles une réaction thermique que l'on peut confondre avec un cycle de LAMMERT. En hiver, il est fréquent que la température s'élève notablement dans le milieu de la journée et



pendant au centre des grappes d'Abeilles sont droites. Remarquer la différence entre colonies plein, la température extérieure.

retombe ensuite. Si les mesures de température dans la ruche sont effectuées à une telle période, on constate alors un cycle tous les vingt à vingt-quatre heures. Mais, si l'on opère pendant une période thermiquement stable (même très froide), on s'aperçoit qu'il en est autrement. *En résumé, la température dans la grappe suit une courbe parallèle à la courbe de la température extérieure avec un décalage dans le temps (voir fig. 2 et 3).*

### C. — Colonies froides et colonies chaudes.

Dès le premier hiver consacré à des mesures thermiques dans les ruches, j'ai été frappé par les *différences parfois importantes entre les colonies*. Par la suite, j'ai amélioré mes techniques pour m'assurer que je prenais bien la température au centre de la grappe et que ces différences n'étaient pas dues à une position plus ou moins privilégiée de certaines sondes. Les expériences qui ont suivi en 1951 et en 1952 ont confirmé les premières obser-



vations. Tout d'abord des ruches de même force et ayant sensiblement les mêmes provisions ont montré des différences très importantes (jusqu'à 9° d'écart entre certaines courbes thermiques). D'autre part, *les ruches les plus peuplées et ayant beaucoup de provisions ne sont pas obligatoirement les plus « chaudes »*.

Par exemple, le 10 janvier 1951, entre une heure et neuf heures la température extérieure étant + 1°, j'ai noté les températures suivantes :

Ruche n° 1 .....	15° (faible).
Ruche n° 2 .....	19° (moyenne).
Ruche n° 3 .....	15° (moyenne).
Ruche n° 4 .....	12° (panier bien peuplé).
Ruche n° 5 .....	21° (très forte).
Ruche n° 6 .....	12° (très forte).

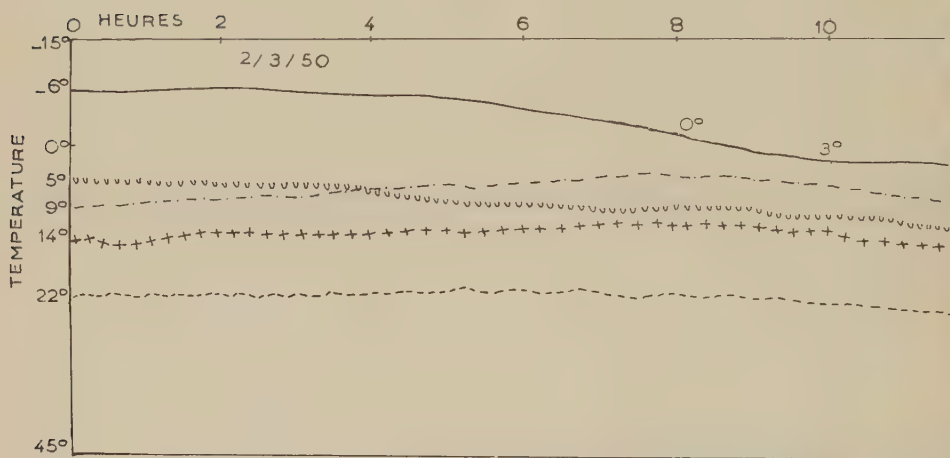


Fig. 4. — Différence de comportement thermique entre des colonies logées dans des ruches à importante de + 6° à - 6°. En traits pleins, la température extérieure ; en pointillé, le panier.

Le 12 février 1951, ces mêmes ruches indiquaient :

Nos 1-6-3 .....	17°
Nos 2-6 .....	24°
N° 5 .....	27°
N° 4 .....	12°

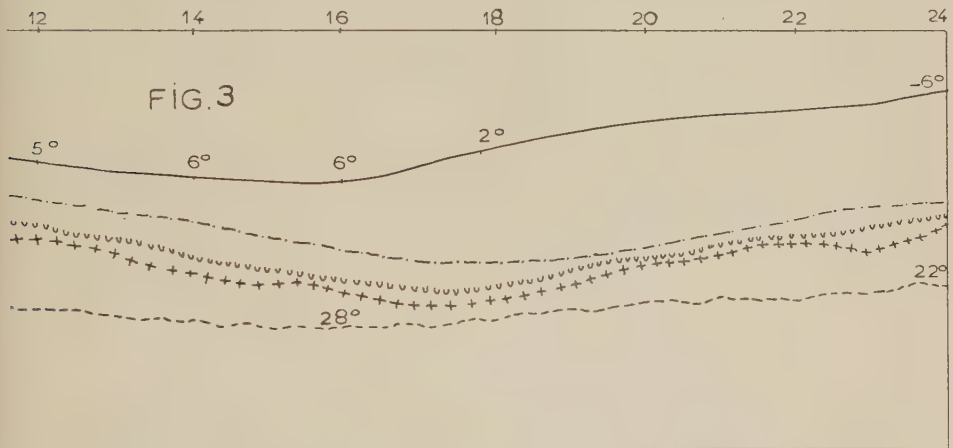
Il est net que les ruches 5 et 2 sont plus chaudes que les autres, et ceci pendant tout l'hiver 1950-1951. Cependant la visite de printemps m'a montré que l'état des colonies n'a pas changé et que les différences de développement entre les ruches sont toujours les mêmes. D'autre part, il est certain que les températures enregistrées étaient bien les températures régnant au centre du groupe pour chaque ruche. Les chiffres donnés plus haut correspondant à la période du 17 janvier 1952 au 25 janvier 1952 démontrent avec d'autres colonies le même phénomène. En effet :

La ruche n° 1 était très forte	(de + 8° à + 10°).
La ruche n° 2 était moyenne	(de + 17° à + 19°).
La ruche n° 3 était moyenne	(de + 11° à + 13°).
La ruche n° 4 était moyenne	(de + 11° à + 13°).
La ruche n° 5 était forte	(de + 14° à + 16°).
La ruche n° 6 était forte	(de + 11° à + 13°).

Ces deux exemples ne sont pas des exceptions, et nous avons obtenu de nombreux résultats similaires pendant deux hivers successifs (voir fig. 2 et 3).

#### *D. — Influence de la structure de la ruche.*

Comme je viens de l'exposer ci-dessus, il existe des différences thermiques



cadres mobiles type Dadant et une colonie dans un panier ruche (fixe) lors d'une variation. Les autres courbes correspondent aux ruches Dadant.

très importantes entre des colonies d'Abeilles qui nous paraissent identiques et logées dans des ruches de même modèle. On conçoit qu'il est encore plus difficile d'interpréter les écarts de température imputables à la ruche elle-même. C'est peut-être pour ces raisons que la plupart des auteurs ne sont pas d'accord sur la valeur isothermique de nombreuses ruches. J'essaie justement de bien mettre en évidence ce qui se passe dans des ruches normales, d'un type standard, avant de pouvoir comparer les innombrables types de ruches. Cette comparaison dans l'état de nos connaissances est prématurée et peut conduire aux résultats les plus contradictoires.

Je ne possède qu'une seule série d'expériences valable dans ce domaine : c'est la comparaison entre le panier en paille à rayons fixes et la ruche à cadres mobiles. Le panier était revêtu d'un « surtout » ou capuchon de paille; la ruche à cadres était surmontée d'une hausse vide pour protéger les appareils de la pluie. Les enregistrements de températures effectués à

plusieurs reprises ont toujours donné les mêmes résultats. *Les ruches fixes en paille sont beaucoup plus isothermes que les ruches à cadres mobiles.* La courbe thermique du panier peuplé (centre de la grappe) se confond pratiquement avec une droite, tandis que dans une ruche à cadres il existe des variations importantes de la courbe, qui peuvent même être assez brusques selon la température extérieure (voir fig. 4). Dans le panier, l'influence des changements de température extérieure est tellement atténuée qu'elle est presque indiscernable. D'autre part, si l'on compare les courbes de température prises en divers points d'une ruche à cadres et en divers points d'un panier, on constate que *les courbes thermiques du panier sont très groupées (sur 4° environ) et que celles de la ruche à cadres sont très dispersées.*

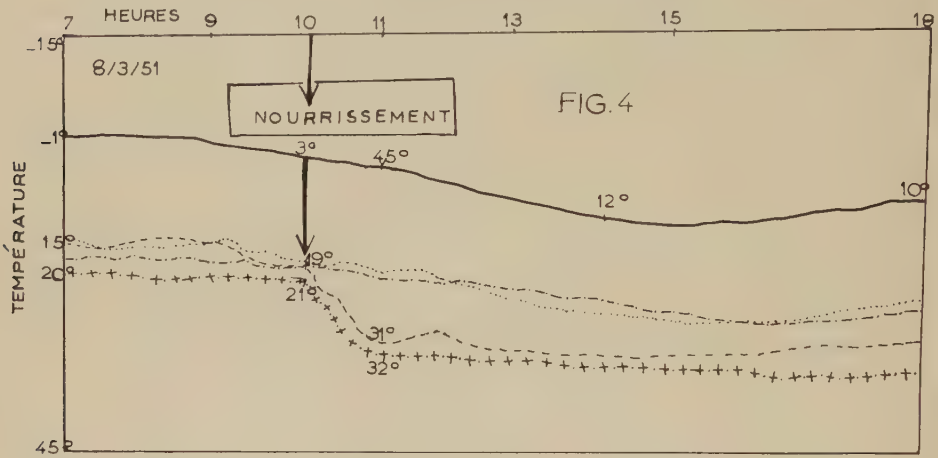


Fig. 5. — Influence d'un nourrissage à la fin de l'hiver. En trait plein, la température extérieure. Les deux courbes immédiatement au-dessous sont les ruches témoins; les deux courbes inférieures correspondent aux ruches nourries.

Par exemple, du 10 octobre 1950 au 25 octobre 1950, toutes les courbes dans le panier sont des droites très groupées (parfois sur 2° d'écart), et cependant la température extérieure a varié de — 3°,5 à + 22°,5 pendant cette période.

#### E. — Influence du nourrissage.

Un nourrissage au miel cristallisé à la fin de l'hiver provoque une remontée thermique rapide et importante dans le groupe. J'ai nourri trois colonies grâce à un système de nourrisseur à cheminée placé au-dessus de la ruche; les trois colonies témoins ont été pourvues de nourrisseurs vides pour provoquer la même perturbation. Les trois ruches nourries ont vu leurs courbes thermiques passer de 21° à 32°, de 19° à 31° et de 23°,5 à 30° en moins d'une heure après le nourrissage. Pendant ce temps, les trois ruches témoins sont demeurées aux mêmes températures (15°, 29° et 16°,5). Cette hausse de température disparaît dans les dix à quinze heures qui



suivent, et les courbes reviennent alors à leur valeur initiale. Ce fait a été également signalé par A. BÜDEL (voir fig. 5).

*F. — Influence de la lumière par temps très froid.*

Il semble exister dans certains cas une influence de la lumière sur le comportement thermique de la colonie. Le phénomène a été enregistré dans une seule série de mesures au début de 1950. Les courbes thermiques des quatre ruches alors en expérience étaient très différentes pendant le jour et la nuit. La nuit les courbes sont presque des droites, tandis que le jour des oscillations innombrables d'environ  $1^{\circ}$  à  $2^{\circ}$  toutes les deux à trois minutes leur confère un aspect très particulier. Ce curieux enregistrement a duré pendant plusieurs jours, où la température extérieure s'est maintenue bien en dessous de  $0^{\circ}$  et souvent en dessous de  $-5^{\circ}$ . La température la plus basse enregistrée sous abri pendant cette période fut  $-9^{\circ}$  et je n'ai jamais constaté ce type de courbes lorsque la température extérieure est supérieure à  $0^{\circ}$ . Ces mesures seraient très intéressantes à reprendre à la faveur d'une période très froide durant au moins une huitaine de jours, et avec l'appoint d'une source lumineuse artificielle pendant quelques heures de nuit. Pour le moment, nous ne pouvons que constater l'existence de ce phénomène, mais il est prématuré d'en expliquer les causes exactes.

*G. — Température en dehors de la ruche,  
au-dessus du couvre-cadres.*

L'enregistrement de la température au-dessus du couvre-cadres s'effectue de la manière suivante : plusieurs sondes thermiques sont posées sur le couvre-cadres de la ruche et sont protégées par une hausse vide surmontée d'un toit. J'ai comparé les courbes de températures ainsi obtenues avec les courbes de la température sous abri et la courbe de température obtenue dans les mêmes conditions au-dessus d'une ruche non peuplée. Ces essais renouvelés de nombreuses fois nous ont montré qu'il existe un parallélisme entre les courbes avec un léger décalage dans le temps entre celles obtenues dans les ruches et celle de la température sous abri. La chaleur dégagée au-dessus de la colonie semblerait donc quasi nulle, puisque la différence entre la ruche peuplée et la ruche vide est très faible. Des essais du même genre effectués en avril, mai et juin, donnent d'ailleurs les mêmes résultats.

## CONCLUSION

Les trois points importants que j'ai pu mettre en évidence sont les suivants :

1° Il n'existe pas de rythme journalier de LAMMERT, mais la température de la grappe hivernale est sous la dépendance directe de la température extérieure ;

2° Il existe des « colonies froides » et des « colonies chaudes », et leurs courbes thermiques respectives ne sont pas en rapport avec la force de la grappe d'abeilles ou l'état des provisions de la ruche.

3° Les courbes thermiques enregistrées dans un panier de paille et dans une ruche à cadres mobiles présentent de grandes différences. Dans le panier, les courbes sont plus groupées, et la courbe correspondant au centre de la grappe présente de moins grandes variations que la même courbe enregistrée dans la ruche à cadres.

## BIBLIOGRAPHIE.

- ARMBRUSTER (L.). — Ein Bestätigung meiner Warmetheorie (*Arch. Bienenk.*, **6**, 29-47, 1924).
- BUDEL (A.). — Das Bienenvolk im Winter (*Leipziger Bienenz.*, **11**, 1949). — Die Bienenphysik im Dienste des praktischen Imkerei (*Wandersammlung deutscher Imker*, Lippstad, 14 Aug., 1949). — Der Jahresablauf im Leben eines Bienenvolkes (*Leipziger Bienenz.*, **2**, 1950).
- GATES (D.). — The temperature of the bee colony (*U. S. Dept. Agric. Bull.*, n° 96, 1914).
- GRASSÉ (P.-P.). — *Traité de Zoologie*, Masson, édit., **10**, 1951.
- LEUENBERGER (F.). — *Les Abeilles*, Payot, édit., Paris, 1929.
- MILNER (R. D.), DEMUTH (G. S.). — Heat Production of the honeybees in winter (*U. S. Dept. Agric. Bull.*, n° 988, 1921).
- PHILIPS (E. F.). — The temperature of the honeybee cluster in winter (*Ibid.*, n° 93).
- ROOT (A. I.). — *A. B. C. X. Y. Z. of Bee culture*, Medina (Ohio), édit., 1948.
-

# ESSAI D'UNE ANALYSE CAUSALE DU COMPORTEMENT AGRESSIF DES OUVRIÈRES D'ABEILLES (*Apis mellifica*) (1)

par Jacques LECOMTE

*Station de Recherches apicoles, Bures-sur-Yvette (Seine-et-Oise).*

J'ai étudié ce comportement principalement sur de petites populations d'ouvrières (20 à 30) élevés dans des cagettes de bois, vitrées sur les deux faces, de  $25 \times 12 \times 3$  centimètres; ces cagettes ne contiennent pas de cire pour faciliter l'observation.

Les Abeilles sont nourries avec un mélange de miel et de sucre; les cagettes sont munies d'un abreuvoir contenant de l'eau.

L'élevage se fait en étuve à la température de  $26^{\circ}$ .

Dans ces conditions, on ne constate aucune mortalité et aucun changement de comportement pendant les sept premiers jours.

Les ouvrières sont capturées sur les rayons et endormies au  $\text{CO}_2$ . Je laisse s'écouler vingt-quatre heures avant d'expérimenter.

## *Comportement vis-à-vis d'ouvrières étrangères.*

J'introduis tous les jours dans une cagette cinq ouvrières en provenance d'une autre ruche; les étrangères sont marquées ou choisies d'une autre race que les habitantes.

Les habitantes ont alors plusieurs comportements possibles.

Le premier est l'indifférence absolue; le second, que j'ai appelé « houspillage », consiste en une bousculade de l'étrangère par l'habitante : l'habitante ne cesse de parcourir le corps de l'autre abeille avec ses antennes, tourne en rond autour d'elle en lui faisant face constamment. Souvent intervient un troisième type de réaction : l'habitante, mordant l'aile de l'étrangère et la tordant plusieurs fois sur elle-même, traîne son adversaire sur le sol ou les parois de la cagette.

Quel que soit le comportement initial de l'habitante, son comportement ultérieur dépend en grande partie de l'attitude prise par l'étrangère. Si l'étrangère reste passive, ne cherche pas à fuir et à plus forte raison à attaquer, les habitantes cessent rapidement, au bout d'une dizaine de minutes, de présenter des réactions agressives à l'égard de l'étrangère, qui peut se nourrir au milieu de la grappe des ouvrières sans être inquiétée.

(1) Manuscrit remis en 1953.



Mais, si l'étrangère a une réponse active à l'agression, fuite ou contre-attaque, il est possible d'observer de véritables combats. Les deux adversaires semblent faire de violents efforts pour se piquer, mais il est probable que ces combats sont plus spectaculaires que dangereux pour les protagonistes. J'ai observé, en effet, que, dans la majorité des cas où les deux adversaires se font face, abdomen contre abdomen, l'approche de l'aiguillon fait reculer l'Abeille qui va être piquée et, par conséquent, son aiguillon. Par contre, si les adversaires ont une autre position, la mise à mort n'est pas chose rare.

Cette mise à mort peut d'ailleurs avoir lieu sans aucun préambule dans les cas où l'agressivité est intense.

D'autre part, j'ai remarqué que les Abeilles ayant été endormies eu  $\text{CO}_2$  restent en état d'infériorité pendant plusieurs heures après la narcose. Mais je n'ai pas trouvé de différences significatives entre les probabilités de mise à mort des habitantes et des étrangères dans un combat singulier; cependant, les habitantes attaquant souvent à plusieurs (2, rarement 3), l'étrangère présentant un comportement actif a peu de chance de survie. Il faut aussi remarquer que les étrangères, dans les conditions de l'expérience, n'attaquent jamais en premier et toujours isolément.

J'ai essayé d'introduire d'autres Insectes; ceux qui sont très mobiles et d'une taille égale ou supérieure à l'Abeille sont vivement attaqués.

L'effet de la présence de *Vespa crabro*, en particulier, est très frappant; les ouvrières attaquent l'intrus par groupes de deux ou trois, sans aucun succès d'ailleurs. J'ai répété ces expériences, de même qu'une grande partie de celles exposées par la suite, dans une ruche vitrée à population normale, sans trouver de différences appréciables de comportement.

### *Emploi de leurres agités mécaniquement.*

Les variations du comportement des étrangères influençant celui des habitantes, j'ai mis au point une technique basée sur l'emploi de leurres plus facilement contrôlables.

J'introduis dans une cage d'élevage du type déjà décrit un leurre qu'un dispositif mécanique me permet d'agiter dans un plan horizontal pendant un temps donné, à une vitesse donnée.

Je note alors le nombre de secondes pendant lesquelles une ou plusieurs Abeilles se posent sur le leurre en cherchant à le mordre ou à le piquer au cours d'une présentation d'une durée de soixante secondes.

NATURE DU LEURRE .....	NOMBRE D'ATTAQUES.	
	Immobile.	Mobile.
Abeille morte fraîche .....	1	25
Abeille morte desséchée .....	0	14
Laine de couleur marron .....	0	23
Laine blanche .....	0	12
Silhouette de carton marron .....	0	16
Silhouette de carton blanc .....	0	0,4

Le volume ou la surface des différents leurres est sensiblement égal à celui d'une Abeille ouvrière.

Le tableau ci-contre condense les premiers résultats.

Ces chiffres représentent la moyenne de vingt-cinq essais.

Il semble donc que le premier stimulus significatif soit le mouvement, et ceci est confirmé par l'observation, relatée plus haut, des Abeilles étrangères vivant impunément dans la cagette d'élevage lorsqu'elles ne bougeaient pas dans les premières minutes suivant l'introduction.

Les Abeilles montent souvent en ligne droite du fond de la cagette, vers le leurre, s'immobilisent à environ 1 centimètre de lui, en suivant avec leur tête son mouvement pendulaire, puis sautent dessus.

La vitesse d'agitation a une grande importance, une augmentation de cette vitesse entraînant une augmentation du nombre et de la vivacité des attaques.

Un deuxième stimulus serait la couleur du leurre. La différence entre le nombre moyen de secondes d'attaques du leurre de laine blanche et du leurre de laine marron est très significative, l'une étant double de l'autre. La structure physique du leurre, sa consistance, jouent aussi un rôle important, un leurre lisse (caoutchouc) étant moins attaqué que la laine. J'ai également observé que de nombreuses Abeilles sont intéressées par le leurre composé d'une silhouette de carton marron, mais qu'elles abandonnent tout de suite leurs attaques après un bref temps de contact. Au contraire, peu d'Abeilles semblent être intéressées par le leurre de laine blanche, mais celles qui attaquent restent longtemps en contact avec lui.

Il ne m'a pas paru qu'il s'agissait simplement du fait que la laine agrippe les pattes de l'Abeille, car celle-ci tourne sans difficulté autour du leurre sans le quitter.

Le leurre le moins attaqué est la silhouette de carton blanc qui n'est attractive ni à distance ni au contact.

La différence, constatée entre le pouvoir stimulant de l'Abeille morte fraîche et celui de l'Abeille, morte desséchée, a attiré mon attention sur une composante olfactive.

Il est bien connu des apiculteurs que nombre de substances provoquent chez l'Abeille un comportement agressif; parmi ces substances, se trouverait en particulier le propre venin de l'Abeille. Il est fréquent de constater qu'un apiculteur ayant reçu une piqûre soit l'objet d'une attaque par une autre Abeille dans une région du corps très voisine.

Voulant mettre en évidence cette action particulière du venin, j'ai testé différents leurres, les uns supposés ayant l'odeur de venin, les autres non.

La technique de notation que j'ai utilisée est légèrement différents de celle qui m'a donné les résultats consignés dans le tableau I.

Au lieu de noter le nombre de secondes d'attaques, je note à chaque *top* d'un métronome battant la seconde le nombre d'Abeilles en train d'attaquer le leurre, ceci pendant une minute. Cette notation ne peut être effectuée qu'à l'aide d'un appareil enregistreur magnétique.

Ici je dois ouvrir une parenthèse pour signaler que les résultats chiffrés

n'ont aucune valeur absolue. Un leurre donné est attaqué n fois, non seulement en fonction de ses propres caractéristiques, mais en fonction de facteurs très complexes. De plus l'étalement des résultats peut être très différent suivant les ruches, ainsi nous pouvons avoir :

*Moyenne du nombre des attaques pour :*

RUCHE A.	RUCHE B.	
12	1	..... Leurre blanc.
23	39	..... — marron.

Mais la *hiérarchie des leures* est toujours respectée, et, bien qu'ayant testé plus de cinquante colonies de race et d'agressivité différentes, je n'ai jamais vu une colonie attaquant plus le leurre blanc que le marron.

Le tableau ci-dessous donne les résultats des principales expériences effectuées avec des leures contenant des glandes à venin très fraîches.

Les chiffres sont la moyenne de dix essais.

Leurre blanc simple .....	1
— — + 5 glandes .....	2,3
— + 10 glandes .....	12
Leurre marron simple .....	39
— + 5 glandes .....	70
— + 10 — .....	90

Ces résultats montrent clairement l'augmentation très sensible de l'agressivité en présence de leures contenant des glandes à venin.

Les résultats ne sont pas moins nets si, au lieu de glandes entières, le leurre contient un broyat frais ou s'il a reçu des piqûres ; ainsi un leurre de caoutchouc mousse gris foncé ayant reçu dix piqûres a été attaqué 71 fois (moyenne de 5 essais), le même n'ayant pas reçu de piqûres ne l'a été que 9 fois.

Cette action excitatrice semble propre au seul venin d'*Apis mellifica* ; j'ai testé sans résultat le venin de plusieurs espèces de *Bombus*. La fraction efficace doit être très labile ; des glandes déshydratées à 0° puis réhydratées, quarante-huit heures après leur extraction, dans du sérum physiologique n'ont plus d'effet. Le mode d'action de la composante olfactive semble différent de celui des autres stimuli et intéresser une autre séquence du comportement. Si on agit dans une cage, simultanément, deux leures, l'un marron l'autre blanc, l'on retrouve les mêmes différences que celles mises en relief lors d'expériences de présentations successives.

Mais, si on agit deux leures de même taille, même couleur, à la même vitesse, l'un contenant des glandes à venin, l'autre pas, l'on constate que ces deux leures sont également attaqués. Il est probable que, du moins dans un volume restreint, l'odeur du venin a un effet global et élève l'agressivité de l'ouvrière sans la diriger sur un point précis.

L'expérience suivante me semble concluante.

J'ai fait déboucher dans une cagette un léger courant d'air qui se charge d'odeur de venin en barbotant dans du sérum physiologique contenant dix glandes à venin fraîches : j'ai constaté que ce courant d'air élevait considérablement le niveau d'agressivité des Abeilles par rapport à un courant d'air témoin. De plus, en l'absence de tout leurre, l'arrivée de ce courant d'air à odeur de venin élève l'activité locomotrice des Abeilles de manière très sensible. Le venin semble donc faciliter la perception des stimuli, mouvement, couleur, etc., qui induisent les différentes séquences de l'attaque.

### *Facteurs internes.*

L'un des premiers est l'état physiologique de l'Abeille ; une nourriture distribuée avec parcimonie diminue considérablement l'activité ; ceci n'a rien d'étonnant, puisque l'on sait que si le taux de sucre sanguin tombe en dessous de 1 p. 100, l'Abeille ne peut plus voler (Beutler, 1936).

De même un séjour prolongé (plus de dix jours) dans la cagette entraîne une diminution de l'agressivité.

Il faut aussi noter que les Abeilles agglomérées en grappe n'attaquent presque jamais le leurre ou une Abeille étrangère ; c'est pourquoi j'ai pris l'habitude, avant de commencer l'expérience, de souffler légèrement dans la cagette, afin de disperser la grappe, s'il y en a une, et d'égaliser les conditions de l'expérience, s'il n'y en a pas.

La durée et l'intervalle de temps entre les présentations de leurre permettent de préciser quelques caractères de ce comportement.

La répétition des stimulations à un intervalle de dix minutes abaisse considérablement le seuil de la réaction.

Si on agite le leurre pendant très longtemps, les réactions agressives des Abeilles diminuent en quantité et en intensité.

Le tableau suivant donne les résultats d'un essai effectué avec un leurre de laine marron du type habituel.

1 <sup>re</sup> minute.....	80	attaques.
5 <sup>e</sup> — .....	64	—
15 <sup>e</sup> — .....	24	—
25 <sup>e</sup> — .....	23	—
35 <sup>e</sup> — .....	2	—
45 <sup>e</sup> — .....	2	—
55 <sup>e</sup> — .....	0	—
60 <sup>e</sup> — .....	0	—

D'autre part, j'ai étudié les variations d'agressivité suivant la ruche ou la race d'origine, et je me suis aperçu qu'il était nécessaire, pour pouvoir mettre en évidence les différents stimuli significatifs et distinguer leur importance respective, d'expérimenter sur des ruches à agressivité moyenne.

En effet, quand la tendance aggressive est trop grande, les ouvrières attaquent n'importe quoi, par exemple le fil qui suspend le leurre, et l'on ne



peut mettre en évidence les facteurs décrits plus haut ; quand cette tendance est trop faible, seuls les leurres très efficaces, tels que les Abeilles fraîchement tuées et agitées violemment, donnent lieu à des attaques sérieuses et caractérisées.

### *Différences individuelles d'agressivité.*

A côté de cette hétérogénéité entre ruches, je pense avoir mis en évidence de très curieuses différences individuelles.

J'ai marqué chacune des Abeilles en expérience avec des taches de couleur, et je leur ai présenté un leurre de laine marron à plusieurs reprises.

Au cours de ces présentations, j'ai pu constater qu'environ 50 p. 100 de la population ne présentait jamais de réactions d'agressivité. J'ai obtenu les résultats suivants :

Nombre d'Abeilles n'ayant jamais attaqué .....	56
— — ayant attaqué 1 fois .....	22
— — — 2 — .....	17
— — — 3 — .....	8
— — — 4 — .....	6
— — — 5 — .....	5
— — — 6 — .....	3
— — — 7 — .....	2
— — — 8 — .....	0
— — — 9 — .....	1
— — — 10 — .....	1

Ceci pour une population totale de 127 ouvrières réparties en six cagettes, le leurre ayant été présenté dix fois à chacune des cagettes pendant une période de quarante-huit heures, le nombre total des attaques ayant été de 199.

Ces pourcentages d'Abeilles attaquantes sont d'ailleurs variables d'une ruche à l'autre ; je les ai en particulier trouvés très faibles pour une ruche de race caucasienne, race réputée pour sa douceur.

Par la suite, j'ai enlevé de plusieurs cagettes les Abeilles ayant attaqué plus de trois fois après cinq présentations, et j'ai réuni ces Abeilles dans une seule cagette. J'ai alors observé une énorme augmentation de l'agressivité, et le nombre des Abeilles n'attaquant pas n'est plus que d'environ 10 p. 100 ; par contre, dans les cagettes d'où l'on a retiré les ouvrières les plus agressives, on n'observe qu'une faible baisse de l'agressivité, les Abeilles ayant attaqué une ou deux fois dans le premier test devenant plus agressives.

### *Facteurs externes.*

Je range sous cette rubrique les facteurs météorologiques. L'agressivité des Abeilles par temps orageux est bien connue des apiculteurs, et je l'ai vérifiée en cagettes. Récemment SCHUA a étudié les variations du comporte-

ment agressif d'Abeilles en fonction de certains facteurs météorologiques, mais il ne sait si ces variations sont dues aux différences de potentiel électrique de l'air ou à d'autres facteurs, par exemple l'ozonisation.

J'ai pu constater, dans une expérience préliminaire, que, si on dispose une cagette entre deux joues métalliques reliées aux bornes d'une bobine de Ruhmkorff, on observe une élévation incroyable de l'agressivité : les ouvrières d'une même colonie se battent entre elles, ce qui ne s'observe jamais dans la nature. J'ai l'intention de ne pas m'en tenir à cette grossière expérience et de continuer ces essais.

D'autre part, la qualité du local où se trouvent les Abeilles joue un rôle certain : ainsi l'agressivité est minimum dans des cagettes neuves qui n'ont jamais été habitées par des Abeilles ; l'agressivité ne devient normale que vingt-quatre heures après le peuplement de la cagette.

Il suffit de faire séjourner des cagettes neuves dans une ruche pour que l'agressivité apparaisse d'emblée lors de son peuplement.

L'influence de la température n'a pu être mise en évidence de manière précise, comme l'a fait par exemple STUMPER étudiant la combativité de certaines Fourmis. Cela s'explique, puisque, en dessous d'une certaine température, les Abeilles n'ont aucune activité motrice ; de plus, aux températures physiologiques, intervient un phénomène de thermo-régulation déjà sensible dans des petits groupes, comme l'ont montré LAVIE et ROTH.

### *Discussion.*

Ces quelques observations semblent montrer la complexité du déterminisme de l'agressivité chez les ouvrières d'Abeilles, mais cette complexité est plus apparente que réelle. En effet, il ne faut pas considérer ce comportement globalement, mais en étudiant les séquences, qui sont distinctes dans le temps. Ainsi on s'aperçoit que, dans la masse des stimuli qui semblaient agir globalement, certains n'agissent que sur une phase du comportement, d'autres sur une autre.

Le *mouvement* serait un stimulus essentiel, il déclencherait l'attaque ; ceci ressort très nettement non seulement des essais effectués avec des leurres, mais de l'observation des Abeilles étrangères introduites dans la ruchette et qui ne sont pas attaquées si elles ont une attitude passive. Ceci a été également noté par BUTLER et FREE. Le *type de mouvement* serait également important pour ces derniers auteurs ; le mouvement d'oscillations horizontales caractéristique, effectué par les Abeilles pillardes à l'entrée de la ruche (et que j'ai reproduit mécaniquement), serait tout particulièrement efficace ; la couleur jouerait un rôle renforçateur de cette réaction.

Il est même possible de chiffrer la valeur de ces deux stimuli : si j'agite dans une cagette un leurre marron à une certaine vitesse et un leurre blanc à une vitesse double, le nombre des attaques sera le même pour les deux leurres.

La *consistance*, la *nature physique* du leurre agiraient sur une deuxième partie de l'attaque (la pilosité serait ici particulièrement efficace).

Il y aurait donc au moins deux séquences à distinguer : la première, l'approche de l'objet étranger, et la seconde, l'attaque proprement dite : morsure et piqure.

Le rôle exact des *stimuli olfactifs* reste encore à découvrir.

De tels phénomènes sont bien connus ; BAERENDS, par exemple, a montré que le comportement de chasse de *Notonecta glauca* pouvait être divisé en plusieurs séquences, chacune étant évoquée par des stimuli différents ; ainsi l'approche est évoquée par des stimuli vibratoires, le saut sur la proie par des stimuli optiques et la piqure par des stimuli tactiles.

De même chez *Philantus triangulum*, d'après TINBERGEN, la réaction de chasse est évoquée par tout objet mobile d'une taille voisine de celle d'une Abeille, mais l'attaque n'a lieu que si cet objet a l'odeur d'Abeille.

Les facteurs externes et internes abaissent ou relèvent le seuil de la réaction agressive, mais ne sont pas des stimuli significatifs ; il n'y a pas de comportement agressif à vide.

Le rôle joué par la *répétition*, qui abaisse le seuil, est à rapprocher d'une observation de TINBERGEN, qui a montré que, quand les réactions de combats de l'Épinoche mâle ont été évoquées par un leurre, la réaction ne cesse pas brusquement après le retrait du leurre. Le Poisson ne combat évidemment plus, puisque son adversaire n'est plus présent, mais, quelques minutes après le test, le seuil d'excitation reste anormalement bas, puis remonte graduellement à son niveau normal.

Un autre point important est l'*hétérogénéité individuelle* qui existe à côté de l'hétérogénéité entre race ou colonies.

Cette hétérogénéité peut être attribuée à plusieurs causes non encore déterminées. La première à envisager serait l'existence d'une *caste* d'ouvrières agressives, sans différenciation morphologique. D'autre part, l'agressivité se développerait peut-être à un certain *âge* de l'Abeille, comme pour le butinage et les diverses activités de l'ouvrière (j'ai cependant noté une agressivité normale chez une population d'ouvrières âgées de trois jours).

Une autre hypothèse serait celle d'un phénomène de *dominance* ; le fait que les Abeilles peu agressives voient leur agressivité augmentée après le départ des plus agressives serait en faveur de cette hypothèse. Enfin une supposition aussi plausible serait celle de l'existence de *différences génétiques* entre les ouvrières.

#### BIBLIOGRAPHIE.

1950. BAERENDS (G. P.). — Specializations in organs and movements with a releasing function (*Symposia of the Society for experimental Biology*, vol. 4, Cambridge, p. 337-360).  
 1950. BEUTLER (R.). — Ueber den Blutzucker der Bienen (*Z. vergl. Physiol.*, vol. 24, p. 71-115).  
 1952. BUTLER (C. G.), FREE (J. B.). — The behaviour of worker honeybees at the hive entrance (*Behaviour*, vol. 4, p. 262-292).

1952. LAVIE (P.), ROTH (M.). — Sur le thermopreferendum et la production de chaleur chez les abeilles (*Physiol. comp. œcol.*, vol. **3**, 1953, 57-62).
1952. LECOMTE (J.). — Recherches sur le comportement agressif des ouvrières d'*Apis mellifica* (*Behaviour*, vol. **4**, 1, p. 60-66).
1952. SCHUA (L.). — Untersuchungen über den Einfluss meteorologischer Elemente auf das Verhalten der Honigbienen (*Z. Vergl. Physiol.*, vol. **34**, 3, p. 223-258).
1921. STUMPER (R.). — Coefficient de température dans la locomotion des Fourmis — le coefficient thermique et la combativité des Fourmis (*C. R. Soc. Biologie*, vol. **80**). — 1922. Influence de la température sur l'activité des Fourmis (*Ann. Soc. Ent. Belg.*, vol. **62**).
1932. TINBERGEN (N.). — Ueber die orientierung des Bienenwolfes (*Philantus triangulus* Fabr.) (*Z. Vergl. Physiol.*, vol. **16**, p. 305-334): — 1948. Social releasers and the experimental method required for their study (*Wilson Bull.*, vol. **60**, p. 6-51).
-





# LA « SUBSTANCE DE FÉCONDITÉ » DANS LE DÉVELOPPEMENT DES OVAIRES DES OUVRIÈRES D'ABEILLES (*Apis mellifica* L.)

## CRITIQUE DES TRAVAUX DE MÜSSBICHLER

par Janine PAIN (1)

Station de Recherches apicoles, Bures-sur-Yvette (Seine-et-Oise).

### INTRODUCTION

Nous avons déjà montré (PAIN, 1951) qu'une alimentation comportant soit du pollen, soit de la gelée royale, provoque chez les jeunes ouvrières d'Abeilles (*Apis mellifica*) une augmentation du volume des ovaires. Par ailleurs, les vitamines du complexe B, contenues dans le pollen et dans la gelée royale, ont une action analogue.

Ces résultats sont en accord avec ceux obtenus par A. MAURIZIO (1950), qui a provoqué le développement des ovaires de jeunes ouvrières en ajoutant du pollen à leur alimentation et, de plus, a constaté que les pollens provenant de plantes différentes ne présentent pas tous la même activité. TUENIN (1926) a obtenu, lui aussi, le développement des ovaires par une alimentation comportant du pain d'Abeilles.

*L'ovaire de la jeune Abeille, peu développé à sa naissance, est donc capable de subir d'importantes modifications sous l'influence d'une nourriture appropriée.*

Toutefois il convient de noter que l'influence de la nourriture ne semble pas seule en jeu. G. HESS (1942) a montré que les ovaires d'ouvrières jeunes ne se développent *que si elles sont groupées*. Chez les ouvrières isolées, ou peu nombreuses, les ovaires restent rudimentaires. R. CHAUVIN (1946) a constaté, de son côté, que la longévité des ouvrières est, elle aussi, fonction du groupement. Cet « effet de groupe » commence à se manifester dès que le nombre des Insectes atteint 2 ou 3. Il est très net dans les groupes de 5.

Dans le présent travail, nous avons essayé de montrer que le développement ovarien des jeunes ouvrières d'Abeilles se trouve sous la dépendance de plusieurs facteurs : un *facteur* « *nombre d'Abeilles* » au-dessous duquel il ne peut y avoir de développement ovarien, malgré une alimentation riche en pollen ou en vitamines ; un *facteur trophallaxique* entre jeunes ouvrières et reine, lequel dépend aussi des quantités de pollen et de nectar emmagasinées dans la ruche.

(1) Manuscrit remis en 1953.

### ***I. — Influence du nombre d'Abeilles sur le développement ovarien.***

G. HESS (1942) a déjà indiqué que, chez les ouvrières groupées en petit nombre, les ovaires restent atrophés, mais cet auteur n'indique pas le nombre minimum d'Abeilles à grouper pour obtenir l'accroissement ovarien. Nous avons essayé de le préciser en utilisant une nourriture comprenant du pollen ou des vitamines du complexe B. Les expériences faites en juillet ont porté sur des groupes de 100, 50, 25, 10 et 5 Abeilles maintenues en étuve à 30°. Ces essais ont eu une durée standard de vingt jours, au bout desquels on procédait à la dissection des ouvrières restantes, sans jamais dépasser vingt-cinq individus. (La dissection peut avoir lieu sensiblement plus tôt, principalement dans les essais où les Abeilles sont nombreuses ; ainsi, dans un cas, nous avons trouvé, sur un groupe de 100 Abeilles, 50 p. 100 d'ovaires développés dès le dixième jour de nourrissage. Mais nous pensons préférable d'attendre le vingtième jour pour porter des conclusions plus valables.) Les résultats obtenus ont été les suivants : dans les groupes de moins de 25 Abeilles, la mortalité est très grande et on n'observe jamais d'accroissement ovarien, bien qu'on ait constaté la consommation de pollen. Dans les groupes de plus de 25 Abeilles, nous obtenons des développements ovariens très importants. Dans un cas extrême, sur 25 Abeilles disséquées, 80 p. 100 présentaient des ovaires développés.

On peut donc conclure à l'existence d'un *facteur excitateur dépendant du nombre d'ouvrières jeunes en présence*. Le facteur excitateur semble porter surtout sur l'augmentation de la prise de nourriture.

### ***II. — Importance de la trophallaxie sur les variations du volume ovarien des jeunes ouvrières d'Abeille, en présence d'une reine.***

L'apparition d'ouvrières pondeuses dans une ruche a depuis longtemps reçu, de la part des apiculteurs et aussi des chercheurs, diverses explications. E. DÖNHOF (1857) et M. H. HAYDAK (1940) ne pensent pas que des facteurs nutritifs soient en cause, mais, au contraire, que le développement des ovaires ne dépend que de *facteurs psychiques* : lorsqu'ils introduisent une reine vierge clippée dans une colonie orpheline, les ouvrières pondeuses n'apparaissent pas.

G. HESS (1942) prouve, au contraire, qu'il s'agit d'un *facteur trophique* : lorsque la reine est emprisonnée derrière une double grille interdisant les échanges de nourriture, les ouvrières pondeuses ne tardent pas à manifester leur présence.

De notre côté, nous avons constaté, dans un premier travail de biométrie sur l'ovaire (1951), qu'au printemps une population avec reine présente un pourcentage élevé d'ovaires matures, alors qu'à l'époque de l'hibernation les ovaires redeviennent petits.

Le phénomène de variabilité ovarienne n'est donc pas le résultat de

*stimuli* psychiques (présence ou absence de reine), mais dépend uniquement des échanges nutritifs entre les jeunes ouvrières et la reine.

Sur la nature de ces échanges, on peut faire deux hypothèses G. HESS (1942).

1° La reine régurgiterait dans ses sécrétions salivaires, par exemple, une *hormone inhibitrice*, que les ouvrières absorberaient au cours des échanges de nourriture dans la ruche. Cette hormone serait très active et agirait à de très grandes dilutions.

2° Les Abeilles distribueraient de la même façon à leur reine leur propre *hormone de fécondité*.

Afin de trancher en faveur de l'une ou l'autre des hypothèses émises ci-dessus, nous avons tenté deux séries d'expériences. Nos résultats combinés avec ceux obtenus par MÜSSBICHLER (1952), dont nous ferons une critique complète à la fin de cet exposé, nous aideront à tirer la conclusion générale de ce travail.

## A. — TROPHALLAXIE ENTRE JEUNES OUVRIÈRES ET REINE

PREMIÈRE EXPÉRIENCE. — Sur un ensemble de trois cagettes type Liebefeld (1) accolées et séparées les unes des autres par une toile métallique simple à mailles de 2 millimètres, nous introduisons dans la cagette centrale une reine accompagnée de 10 Abeilles au maximum. Dans une des cagettes latérales, se trouve un groupe d'environ 100 jeunes Abeilles âgées de deux à quatre jours au plus et, dans l'autre, une trentaine de jeunes Abeilles seulement, du même âge. L'expérience a été faite en mai ; les Abeilles étaient nourries sur des gâteaux de pollen découpés dans une ruche. La dissection des deux lots latéraux d'Abeilles ne révèle pas de développement ovarien.

Si on admet l'hypothèse d'une « hormone inhibitrice » sécrétée par la reine, son action devrait être plus atténuée sur le groupe de 100 Abeilles que sur celui de 30 Abeilles. En effet, on admet généralement que, sur l'ensemble d'une population, seul un petit nombre d'Abeilles entretiennent des rapports d'ordre nutritif et trophallaxique avec la reine. Par conséquent, sur le lot de 100 Abeilles, mises à part les ouvrières qui reçoivent de la reine l'« hormone inhibitrice », le restant de la population consomme du pollen pour son propre compte ; c'est pourquoi on pourrait s'attendre à obtenir un accroissement ovarien sur cette partie de la population. Le résultat obtenu ne s'est pas montré conforme à notre prévision. Sur le lot de 30 Abeilles, on pourrait s'attendre au contraire à ne pas obtenir d'accroissement ovarien, puisque chaque insecte d'une petite population a des rapports nutritifs directs avec la reine. En effet, nous n'observons aucun développement ovarien.

Si on admet l'hypothèse d'une « hormone de fécondité » distribuée par

(1) Cagette de 18 centimètres de haut sur 17 centimètres de large et 4 centimètres d'épaisseur.



les ouvrières à la reine, on peut penser que, sur le groupe de 100 Abeilles, quelques nourrices s'épuisent à gaver la reine, permettant ainsi aux autres de garder pour elles-mêmes l'« hormone de fécondité » et de développer leurs ovaires.

La dissection pourtant n'a pas révélé de développement ovarien. Par contre, dans le groupe trop faible de 30 Abeilles, toutes participent au nourrissement de la reine et, de ce fait, les glandes pharyngiennes s'épuisent et les ovaires restent rudimentaires et nous le comprenons beaucoup mieux.

Ces premiers résultats ne nous renseignent donc pas sur la nature des échanges nutritifs entre les jeunes ouvrières et leur reine.

DEUXIÈME EXPÉRIENCE. — Sur un ensemble de cagettes identiques à celui utilisé dans la première expérience, la reine est placée dans la première cagette latérale et toujours accompagnée de dix suivantes ; la seconde et la troisième cagette contiennent chacune une centaine de jeunes Abeilles. L'expérience a été faite en mai et renouvelée en juillet. Les Abeilles ont reçu en mai du pollen (1) tassé à la main dans les alvéoles, et en juillet des gâteaux de pollen prélevés dans la ruche. Les Abeilles de la cagette proche de la reine ne présentent alors aucun développement ovarien. La cagette la plus éloignée de la reine présente 24 p. 100 d'ovaires développés dans le premier essai et 44 p. 100 dans le deuxième essai.

TROISIÈME EXPÉRIENCE. — Sur un ensemble de quatre cagettes disposées comme dans l'expérience précédente, la reine étant toujours placée dans la première cagette latérale, la troisième et la quatrième cagette contiennent chacune une centaine de jeunes Abeilles. L'expérience a été faite en juillet. Les Abeilles reçoivent ici des rayons de pollen. La population la plus proche de la reine ne présente que 20 p. 100 d'ovaires développés, celle de la troisième cagette 68 p. 100, et celle de la quatrième cagette 60 p. 100 d'ovaires développés.

QUATRIÈME EXPÉRIENCE. — Cinq cagettes sont accolées comme précédemment ; l'expérience a été faite en septembre ; les Abeilles ont reçu du pollen tassé à la main dans les alvéoles. Les Abeilles proches de la reine ne présentent aucun développement ovarien ; celles de la troisième cagette, 48 p. 100 d'ovaires développés ; celles de la quatrième cagette, 44 p. 100 ; celles de la cinquième cagette, 40 p. 100 d'ovaires développés.

Ces résultats prouvent l'échange actif de nourriture entre la reine isolée et les ouvrières de la cagette proche de la reine. Nous pensons, pour le moment, qu'il est peu probable que la reine puisse à elle seule régler l'équilibre ovarien dans la ruche, ce qui l'obligerait à sécréter des masses énormes d'« hormone inhibitrice ».

Nous avons recherché si les ouvrières des cagettes plus éloignées participaient au nourrissement de la reine et se communiquaient leur stock de « substance de fécondité ».

(1) Ce sont des pelotes de pollen récoltées au moyen de trappes, qui ont été broyées puis tassées ensuite dans des morceaux de rayon.

# B. — TROPHALLAXIE ENTRE OUVRIÈRES

Suivant notre technique précédente, nous introduisons dans deux cagettes accolées et séparées l'une et l'autre par une toile métallique à mailles de 2 millimètres une centaine de jeunes Abeilles dans chacune des cagettes. Les cagettes sont placées à l'étuve à 30°.

Les expériences ont été faites en septembre et octobre sans reine ; nous les recommencerons avec reine dès que possible. Un nourrisseur rempli d'une solution aqueuse de *Bécozyme Roche* (1) (5 centimètres cubes de Bécozyme dans 100 centimètres cubes d'eau) est placé dans une des cagettes ; l'autre cagette reçoit de l'eau et du candi. Les Abeilles de cette dernière cagette ne présentent aucun développement ovarien ; celles nourries sur Bécozyme présentent 44 p. 100 d'ovaires développés. On recommence l'expérience en remplaçant le Bécozyme par un gâteau de pollen. On obtient alors 64 p. 100 d'ovaires développés et en présence d'eau et de candi : 0 p. 100 d'ovaires développés.

Dans une deuxième expérience, sur le même ensemble de cagettes, on introduit, de part et d'autre de la toile métallique, 25 Abeilles de deux jours ; on recommence avec 25 Abeilles de six jours, puis 25 Abeilles adultes etc... (Tableau I.) L'une des cagettes reçoit candi et eau, mais l'autre est privée de toute nourriture liquide et solide. On constate, dès le

DATE DE l'expérience.	NOMBRE DE JEUNES Abeilles dans chaque cagette.		NOURRITURE administrée.		ACCROISSEMENT ovarien.	
	A	B	A	B	A	B
Avril . . . .	100 Abeilles.	100 Abeilles.	Bécozyme Roche.	Eau + candi.	44 %	0 %
Juillet . . . .	100 Abeilles.	100 Abeilles.	Gâteau de pollen.	Eau + candi.	64 %	0 %

DATE DE l'expérience.	NOMBRE DE JEUNES Abeilles dans chaque cagette.		NOURRITURE administrée.		MORTALITÉ.	
Septembre.	25 Abeilles âgées de 2 jours.		Eau + candi.	Rien.	0	Total dès le lendemain.
Octobre ...	25 Abeilles âgées de 6 jours.		—	—	0	—
Octobre ...	25 Abeilles adultes.		—	—	0	—
Octobre ...	25 Ab. 2 j.	25 Ab. adul.	—	—	0	—
Octobre ...	25 Ab. adul.	25 Ab. 2 j.	—	—	0	—
Octobre ...	50 Ab. 3 j.	50 Ab. 3 j.	—	—	0	—
Octobre ...	100 Ab. adult.	100 Ab. adult.	—	—	0	—

(1) Le Bécozyme « Roche » contient les cinq principaux facteurs du complexe vitaminique B : B<sub>1</sub> B<sub>2</sub>, amide nicotinique ; B<sub>6</sub>, acide pantothénique.

lendemain, une mortalité totale sur le lot d'Abeilles inanitié, alors que, sur le lot d'abeilles suralimenté, on ne note aucune perte en Insectes.

L'observation directe des cagettes à l'étuve, à différents moments de la journée, n'a pas non plus révélé de trophallaxie.

Dans les différents cas examinés, il n'y a donc pas eu échange de nourriture. Pourtant CHAUVIN (1952) admet qu'il se produit dans la ruche une certaine circulation de matières nutritives entre jeunes Abeilles et vieilles Abeilles pour autant qu'aucun obstacle ne gêne cet échange. Mais, d'après les expériences de CHAUVIN, *une seule Abeille* est isolée du restant de la population par une toile métallique ; elle demande alors obstinément de la nourriture aux autres Abeilles. S'il lui adjoint quelques compagnes, il semble que les Abeilles se nourrissent entre elles et non de part et d'autre de la cloison.

De toutes façons, nos derniers résultats ne nous permettent pas d'affirmer absolument l'absence d'échange de nourriture entre ouvrières. Peut-être cet échange a-t-il été *seulement insuffisant dans les conditions de l'expérience*. Il est possible qu'ici encore intervienne le facteur nombre d'Abeilles.

### RÉSUMÉ DES TRAVAUX DE MÜSSBICHLER (1952)

MÜSSBICHLER, de son côté, s'est intéressé à la question de la formation des ouvrières pondeuses.

HANSTRÖM, en 1941, publiait que le volume des *corpora allata* d'*Apis mellifica* est plus grand chez les reines, plus petit chez les ouvrières et plus petit encore chez les mâles.

Ces faits ont suscité l'attention de MÜSSBICHLER et lui ont suggéré l'idée d'un rapport entre la grosseur des *corpora allata* et le volume des ovaires. Les ouvrières pondeuses lui ont paru convenir à cette étude. Il examine donc les différentes causes susceptibles de faire varier le volume de l'ovaire de l'ouvrière d'Abeille.

#### *I. — Influence de la reine sur le développement des ouvrières pondeuses*

PREMIÈRE EXPÉRIENCE. — Une ruchette d'observation ouverte et à deux cadres est séparée par un grillage métallique (à mailles de 1<sup>mm</sup>,5 dans une première expérience, de 4 millimètres dans une deuxième expérience) en une moitié sans reine et une moitié avec reine. Dès le lendemain, les ouvrières édifient une ébauche de cellule royale dans la moitié orpheline. Si on supprime cette ébauche et si on leur présente alors un peu de couvain frais, elles en refont une autre. Par ailleurs, il observe, au bout de cinq semaines, des œufs d'ouvrières pondeuses dans le compartiment sans reine.

*Discussion.* — La reine ici n'est pas isolée comme dans nos expériences, mais elle est entourée d'Abeilles, si bien que les deux moitiés de la ruchette

fonctionnent comme deux colonies distinctes. De plus, les *nuclei* sont ouverts, alors que toutes nos expériences ont été conduites en étuve à 30°. Il n'est donc pas étonnant que les Abeilles qui se trouvent privées de leur reine en élèvent tout de suite une autre sur du couvain frais. Il est très probable qu'on peut considérer ici comme nuls les échanges de nourriture à travers le grillage.

DEUXIÈME EXPÉRIENCE. — Dans la même ruchette, le grillage métallique est simplement remplacé par une grille à reine. Les ouvrières peuvent donc se déplacer de part et d'autre du grillage. On ne constate pas la formation d'ébauches de cellules royales dans la partie sans reine.

*Discussion.* — Ce n'est pas un fait général en technique apicole ; les apiculteurs qui ont appliqué la méthode de prévention de l'essaimage connue sous le nom de plan *Demarie* séparent aussi une ruche d'avec sa « hausse » par une grille à reine. La reine reste isolée dans la hausse et séparée de son nid à couvain. Si la grille à reine est surmontée d'une hausse vide, les Abeilles fabriquent aussitôt des ébauches royales dans le nid à couvain. Cette « sensation » d'orphelinage est due surtout à la distance séparant le couvain de la reine, mais, si l'on maintient la grille à reine en supprimant la hausse intermédiaire, il peut y avoir quand même construction de cellules royales dans le nid à couvain (cas assez fréquents avec des ruches à cadres hauts).

TROISIÈME EXPÉRIENCE. — On entoure d'une toile métallique à mailles de 1<sup>mm</sup>,5 un cadre avec Abeilles, reine et couvain ouvert et on l'introduit dans une ruche. Dès le lendemain, la population extérieure au cadre « se sent orpheline » et construit quatre cellules royales. L'expérimentateur n'a pu attendre la formation d'ouvrières pondeuses dans la population sans reine.

*Discussion.* — On se retrouve exactement dans le cas de l'expérience n° 1 : la reine est accompagnée de nourrices, et les échanges avec l'extérieur sont alors très réduits, d'où « sensation » d'orphelinage des Abeilles extérieures au cadre.

QUATRIÈME EXPÉRIENCE. — Dans une ruche à quatre cadres, la reine seule est emprisonnée sur un des rayons dans une cagette grillagée à mailles de 1<sup>mm</sup>,5 ou de 4 millimètres. Elle est nourrie régulièrement au travers du grillage par les ouvrières. Dans ce cas, les Abeilles ne se « sentent » pas orphelines et n'éprouvent pas le besoin de construire des cellules royales. MUSSBICHLER note une augmentation de la taille des ovaires d'ouvrières quand tout le couvain a été operculé. La présence de la reine n'empêche donc pas la formation d'ouvrières pondeuses. Seule l'absence de couvain ouvert est prépondérante pour la formation de gros ovaires.



*Discussion.* — La reine est seule sans les nourrices, d'où échange de nourriture avec les ouvrières de l'extérieur. Nous avons constaté, au cours de nos recherches, que, dans ce cas alors, la reine empêche le développement des ovaires des ouvrières de l'autre côté du grillage (PAIN, 1952). MÜSSBICHLER constate cependant l'apparition d'ouvrières pondeuses, mais sa technique est différente de la nôtre. La ruchette sur laquelle il opère est ouverte ; le nombre d'Abeilles utilisé est plus élevé que celui employé dans nos essais, puisque la ruchette est à quatre cadres. Nous pensons alors qu'un petit groupe déterminé de nourrices ont eu des rapports nutritifs avec la reine et que la plus grande partie des Abeilles, à l'exception des nourrices, ont dû se sentir « physiologiquement orphelines », d'où apparition d'ouvrières pondeuses.

CINQUIÈME EXPÉRIENCE. — La reine est enfermée dans une cagette métallique, à mailles de 4 millimètres ; cette cagette est posée sur un rayon avec du couvain et des ouvrières. Ce rayon lui-même est entouré d'une toile métallique à mailles de 4 millimètres également, et suspendu dans une ruche à trois cadres. Au bout de deux jours, la population extérieure construit des ébauches de cellules royales et, après seize jours, 20 p. 100 des Abeilles ont des ovaires développés.

*Discussion.* — L'explication de l'expérience n° 3 vaut également pour l'expérience n° 5. L'échange de nourriture à travers la toile est certainement très facile, ce qui expliquerait la formation d'ouvrières à gros ovaires dans la population extérieure et nous fortifierait dans l'hypothèse d'une substance de fécondité, formulée au début de ce travail : les Abeilles de l'extérieur, n'ayant pas à nourrir la reine, garderaient pour elles-mêmes l'« hormone de fécondité ».

## ***II. — Importance du couvain sur le développement des ouvrières pondeuses.***

Il se dégage de cette première série d'expérience que *la reine n'aurait aucune influence sur le développement de l'ovaire d'ouvrières d'Abeilles*. La *présence* ou l'*absence de couvain ouvert* serait responsable de l'apparition des ouvrières pondeuses. Pour le prouver, MÜSSBICHLER forme un paquet d'Abeilles sans reine et lui fait élever une reine afin d'avoir les trois situations suivantes :

a) La reine manque, mais la petite colonie possède du couvain ouvert. Les Abeilles édifient aussitôt une cellule royale largement pourvue de gelée. Alors aucune Abeille n'a de gros ovaires ;

b) La jeune reine est éclosée mais n'est pas encore fécondée. Le couvain est maintenant operculé ; le pourcentage des ouvrières pondeuses monte alors à 39,8 p. 100 ;

c) La reine pond, d'où apparition d'un nouveau couvain ouvert : le pourcentage des ouvrières pondeuses tombe à 24 p. 100.

D'autre part, si l'on maintient une colonie sans reine avec du couvain ouvert en permanence, il y a peu d'ouvrières à ovaires développés : 10 à 30 p. 100 d'ovaires développés (248 Abeilles disséquées). Dans une colonie sans reine et sans couvain, le pourcentage d'ovaires développés oscille entre 41 et 69 p. 100 (248 Abeilles disséquées).

De son côté, PERPELOVA avait aussi constaté l'importance du couvain sur le développement des ovaires d'ouvrières d'Abeilles : elle introduit sans arrêt dans une ruche du couvain operculé et enlève le couvain ouvert. La fièvre d'essaimage se développe alors et on constate la présence d'ouvrières pondeuses. Après essaimage et apparition du couvain ouvert, le pourcentage des ouvrières pondeuses diminue. C'est un fait bien connu des apiculteurs. Par conséquent, la présence de couvain ouvert empêche donc bien dans la ruche l'apparition d'ouvrières pondeuses.

*Discussion.* — De ces faits, nous ne pouvons pas tirer les mêmes conclusions que MÜSSBICHLER. *La formation de cellules royales, d'une part, et celle d'ouvrières pondeuses, d'autre part, sont deux processus différents*, et MÜSSBICHLER ne distingue pas suffisamment au début de son travail entre construction de cellules royales et grossissement des ovaires (voir expériences n° 1 et n° 4). Son expérience de la toile métallique est très différente de la nôtre : en premier lieu, la reine est accompagnée de ses ouvrières ; elle peut pondre, d'où faiblesse des échanges à travers la toile métallique et grossissement des ovaires des ouvrières de l'autre côté de la toile.

Dans nos expériences, la reine est isolée, ne pond pas, d'où échange de nourriture à travers la toile et arrêt du développement des ovaires des nourrices les plus voisines.

### III. — Influence de la nourriture sur le développement des ouvrières pondeuses.

MÜSSBICHLER a surtout étudié l'influence du pollen, de la caséine et des vitamines. Il ne fait qu'effleurer le problème de la gelée royale, mais nous n'insisterons pas ici sur les expériences ayant trait à cette dernière substance, car les conclusions exposées par l'auteur semblent assez confuses.

*Influence du pollen.* — De jeunes Abeilles écloses à l'étuve et n'ayant jamais reçu que de l'eau sucrée n'ont montré aucun développement du corps gras, ni des ovaires, ni des glandes nourricières. Des Abeilles témoins recevant du pollen ont montré 42 p. 100 de gros ovaires. Nous avons obtenu dans ces conditions sur de jeunes Abeilles 88 p. 100 d'ovaires très développés. Dans l'ensemble, notre pourcentage de gros ovaires était plus fort. MÜSSBICHLER semble avoir administré le pollen mélangé au sirop. C'est ce qu'on peut imaginer de plus défavorable, car il n'a aucune garantie sur ce que les Abeilles ont pris en réalité. Notre technique d'administration du pollen et de la gelée royale à l'état séparé, non mélangé au

sirop, ni au candi, semble mieux s'adapter à ce genre de nourrissage. Il oublie aussi de nous signaler le pourcentage de pollen introduit dans son sirop. Sur des Abeilles d'hiver, il obtient un accroissement ovarien à 30° C. en présence de pollen, mais aucun développement à 17°, ce qui est évident, puisqu'à cette température elles ne se nourrissent presque pas et qu'on enregistre une forte mortalité.

*Influence des vitamines et de la caséine.* — Nous sommes absolument en désaccord avec MÜSSBICHLER sur l'action des vitamines et de la caséine. Il a opéré également sur des Abeilles nées à l'étuve et nourries sur sucre seul, sucre et caséine d'Hammarsten, sucre et caséine dévitaminée d'Hoffmann-La Roche, sucre et pollen.

Il obtient des développements ovariens dans tous les cas. En administrant une tablette de préparation vitaminée B (Multovit B) à la caséine, les ovaires ne sont ni plus ni moins gros qu'avec une des caséines administrée avec de l'eau sucrée. Le complexe vitaminé B avec de l'eau sucrée ne stimule pas le développement des ovaires. L'auteur pense que les protéines seules jouent dans la vie de l'Abeille un rôle significatif.

Notre caséine sans vitamine B, obtenue par lessivage suivant la technique d'ELVEGHEM, mélangée à 5 p. 100 au candi, ne nous avait pas donné de développement ovarien, mais tassée dans un morceau de rayon, candi séparé, elle provoquait 24 p. 100 d'ovaires développés (25 Abeilles sont disséquées dans chacun des cas). La caséine d'Hammarsten employée par MÜSSBICHLER contient des vitamines, ce qui expliquerait son activité équivalente à celle du pollen. La caséine sans vitamine d'Hoffmann-La Roche, utilisée aussi par MÜSSBICHLER, peut en contenir encore, car il est difficile d'obtenir une bonne préparation de caséine sans vitamine ; c'est pourquoi elle doit d'abord être essayée sur les rats. L'adjonction de vitamines à notre caséine (lactoflavine, acide panthoténique, aneurine, adermine) donne des résultats aussi bons que le pollen ; avec l'adermine, par exemple, on obtient 92 p. 100 d'ovaires développés. Toutes les vitamines employées agissent sur les ovaires et en particulier l'adermine. HAYDAK (5), MAURIZIO (7), GONTARSKI (4) trouvent tous que la caséine n'est nullement équivalente au pollen, à plusieurs égards.

### RÉSUMÉ ET CONCLUSION

1. La reine, enfermée seule ou avec un petit nombre d'ouvrières (de 1 à 10) dans une cage de toile métallique la séparant d'autres ouvrières, inhibe chez celles-ci le développement ovarien, en les privant de l'« hormone de fécondité » (PAIN, 1952). Si elle est entourée de nombreuses nourrices, et surtout s'il se trouve auprès d'elle un peu de couvain ouvert et si ses accompagnatrices peuvent sortir, les échanges à travers la toile métallique sont très réduits ; les ouvrières de l'autre côté sont « physiologiquement orphelines », et leurs ovaires deviennent très gros (MÜSSBICHLER, 1952).

2. Comme HESS (6) l'a noté, les ovaires des jeunes ouvrières ne se développent pas dans l'isolement. L'effet de groupe amenant l'accroissement ovarien ne devient sensible que pour un groupe de 25 Abeilles et plus (ce qui tient sans doute à ce que les Abeilles isolées ne mangent pas ou peu de pollen) (PAIN, 1952).

3. Nous maintiendrons que la caséine sans vitamines empêche le développement ovarien, lequel reprend quand on y adjoint le complexe vitamines B. Les conclusions opposées de MÜSSBICHLER nous semblent dues à une erreur technique.

4. Nous admettons les conclusions de MÜSSBICHLER (et d'autres auteurs) concernant le rôle du couvain. Lorsqu'il y a beaucoup de jeunes larves à nourrir, les ovaires sont petits. Ils le sont aussi quand une cellule royale ouverte doit être abondamment pourvue de gelée, et aussi, dans certaines conditions, quand une reine fécondée, même si elle ne pond pas, doit être nourrie abondamment (les ouvrières s'intéressent beaucoup moins à une reine vierge). Tous ces résultats nous paraissent militer en *faveur de l'hypothèse de la castration nutriciale par opposition à celle de l'hormone de stérilité qui serait distribuée par la reine*. L'expérience de MÜSSBICHLER concernant l'état des ovaires au cours d'un élevage royal nous paraît cruciale à cet égard.

L'expérience de PEREPELOVA (10) sur l'adjonction continue de jeunes Abeilles provoquant le développement ovarien s'explique aisément par la simple remarque qu'il se produit alors une surabondance de gelée royale, toutes les jeunes ouvrières ayant des glandes en plein fonctionnement.

Quelle que soit la raison pour laquelle les ouvrières doivent dépenser leur « substance de fécondité » (présence d'une reine, présence de couvain ouvert), cette dépense a pour effet l'atrophie des ovaires. Toute cause tendant à réduire cette dépense (fin d'un élevage royal, absence de couvain, reine non fécondée, etc...) tend inversement à provoquer l'accroissement ovarien.

## BIBLIOGRAPHIE

1950. ALTMANN (G.). — Ein Sexualwirkstoff bei Honigbienen (*Zeitschr. f. Bienenforschung*, vol. **24**, p. 24). — 1952. Die Lokalisation der Sexualwirkstoffe bei der Honigbiene (*Zeitschr. f. Bienenforschung*, vol. **7**, p. 124).
1946. CHAUVIN (R.). — L'effet de groupe et la survie des neutres dans les sociétés animales (*Rev. Scient.*, p. 461-464). — 1952. Sur le déterminisme de l'effet de groupe chez les Abeilles (*Physiol. comparata et œcologia*).
- 1857-1860. DONHOFF. — Beitrag zur Bienenkunde (*Die Bibliothek des Bienenwirtes*, vol. **18**, Fritz Pfennigstorff, Berlin).
1948. GONSTARSKI (L.). — Nährhefe in der Bienensucht (*Leipz. Bienenzeitung*, vol. **38**, p. 38). — 1949. Mikrochemische Futtersaftuntersuchungen und die Frage der Königinnenentstehung (*Hessische Biene*, vol. **6**, p. 66).
1940. HAYDAK (M. H.). — Comparative value of pollen and pollen substitutes ; bee bread and soybean flour (*Journ. Econ. Entom.*, vol. **33**, p. 397).
1942. HESS (G.). — Ueber den Einfluss der Weisellosgigkeit und des Fruchtbarkeitsvitamins E auf die Ovarien der Bienenarbeiterin (*Beih. Schweiz. Bienenzeit.*, vol. **1**, 2, p. 33).



1950. MAURIZIO (A.). — Untersuchungen über den Einfluss der Pollennahrung auf Brutpflege, Lebensdauer und physiologischen Zustand der Bienen (*Schweiz. Bienenzeitung*, vol. **2**, p. 58). — 1951. Prüfung von Pollenersatzmitteln, *Ibid.* vol. **3**.
1952. MÜSSBICHLER (A.). — Die Bedeutung äusserer Einflüsse und der Corpora allata bei der Afterweiselentstehung von *Apis mellifica* (*Zeitsch. f. Vergleich. Physiol.*, vol. **34**, p. 207).
1950. PAIN (J.). — Contribution à l'étude de l'ovaire des ouvrières d'Abeilles (*Apiculteur, sect. scient.*). — 1951. L'alimentation et le développement des ovaires chez l'ouvrière d'Abeille (*Arch. Inter. Phys.*, vol. **59**, fasc. 2, p. 23). — 1951. Vitamines et développement ovarien chez l'ouvrière d'Abeille (*C. R. Soc. Biol.*, vol. **145**, p. 1505).
1928. PEREPELOVA (L.). — Die Eierlegenden Arbeiterinnen, die eilegetätigkeit der Königin und die Schwarmbildung (*Opytnaia Paseka*).
1951. RHEIN (VON (W.). — Die Entstehung des Weiblichen Dimorphismus im Bienenstaate (*Zeitsch. f. Bienenforschung*).
1926. TUENIN (A.). — Concerning laying workers (*Bee world*).
-

# INTRASPECIFIC PROBLEMS IN THE TAXONOMY OF INSECT CASTE

A. L. PICKENS

Queens College, Charlotte, N. Carolina.

To old Dr. WORTHINGTON HOOKER of Yale, a worthy authority on medicine, physiology, botany, zoology, physics, chemistry, mineralogy and geology to judge by a list of his school-texts, the termite worker seemed an inhibited larva; the soldier, a pupa; the reproductive, an imago. This idea was one capable of sliding off a student's mind like the proverbial water off a duck's back. More memory-intriguing was another theorist's idea that the soldier was a throw-back to a long-past cross between a termite and a beetle, but the idea failed to recruit the logic of a zoologist. More seemingly convincing was the apimorphic idea of termite caste control.

Twenty-five years have passed since the inception of Dr. C. A. KOFOID's Termite Investigations Committee. A call to that body because of previous zoogeographic work did not prevent assignment to laboratory duty with one whole genera, and given choice, *Reticulitermes*, already encountered in the eastern states was my selection. A report of several months of observations was read at a sectional meeting of the American Association for the Advancement of Science at the University of California, June 21, 1929. It was entitled "The Natural History of *Reticulitermes hesperus*," and followed on the program Dr. HAROLD HEATH's "The Origin of Termite Castes." In my laboratory groups *R. hesperus* and *R. tibialis* and the related *Leucotermes aureus* had all, in six to eight weeks of separation from the reproductives produced new reproductives, and it could be definitely stated, "No apparent care of a special nature, such as that by which bees produce queens has been noted." In addition query was made concerning some possible substance from the body of the reproductive male and female aiding in proper development of alate reproductives. In the absence of this biochemical control supplementary reproductives at a distance from the *royal* chambers supposedly developed more rapidly sexually. This unnamed control, called for lack of a better name "hormone," was supposedly passed, not merely from organ to organ by the blood stream, but through feeding on the *royal* sloughings, from individual to individual by grooming. At that time life history of the alate was not well known enough to warrant a complete break with the apimorphic idea; presumably alates could give rise to other alates within a year, while supplemental reproductives were supposedly unable to

produce alates at all. Such was the inception of what G. B. CASTLE later designated as the "inhibition theory" and S. F. LIGHT the "ectohormonal theory." The indicated neoteinics are controlled, or inhibited, more than alates, which rise only in older and extensive communities.

Some observers had supposed that queens were adopted by groups of workers, but in all my cultures foreign reproductives were set upon and viciously killed. Yet in others the highly pugnacious *R. tibialis* mated with *R. hesperus* and produced offspring if the alates were brought together without workers. In others the vicious *R. tibialis* would kill its mate. Contrary to scientific views of the time, alates were secured from supplemental reproductives in about eighteen months' time after separation of a more than usually large isolated group. By carefully eliminating all with signs of wing-buds, and waiting for months instead of weeks apterous reproductives can be secured. Eventually a series of wings, vestigial wing-buds and such, were secured which connected the worker with the flying alate.

Progress reports led to my "Factors Affecting Caste Development" at the A. A. A. S. meeting at California Institute of Technology, June 16, 1931, and "Colony Development in the Subterranean Termite," before the Western Society of Naturalists, at the University of California, December 21, 1931. A valuable ally appeared in G. B. CASTLE who followed on the program with his studies of causes governing development of supplementals in the larger but more primitive *Zootermopsis*. In the Pan-Pacific Entomologist, April, 1932, was published my digest of the three papers given above. Understandably one breaks cautiously with established precedent. The work, however, plainly indicated, that in *Reticulitermes* at least, primaries, secondaries, tertiaries, and workers were an interblended group varyingly inhibited or uninhibited set off against the soldier group, instead of the accepted soldier-worker group set off against a reproductive. My western queens, however, seemed to have a habit of laying two or three delayed eggs as a sort of sequel to the main clutch. "Were these soldier-producing eggs?" one would naturally ask, and eventually, "If so are they determined by genetics or by intra-uterine or else intra-ovarian ecological factors?" Returning east and setting up tests with local *Reticulitermes* my new queens were inclined to lay more rapidly, more regularly, and without so notable a sequel hatch. But marked intermediate soldier-workers in young primary colonies, and marked soldier-reproductives in older supplementary colonies, and inhibition tests extended by other investigators to soldiers were intriguing. The conventional taxonomic tree to illustrate caste relations was proving clumsy; at time the "limbs" had to cross each other. A better symbol was needed.

A beginner in color may be prejudiced and puzzled by his bias that the spectrum is a band. Bend that band into a circle with violet adjoining red and his problems may clear up. Thus, for example, we could conjecture why certain pollinators seem to prefer the ends of the spectrum; instead of being diverse, red and violet are as closely related as red and

orange. Similarly puzzling, when written as a line, are the words Alate, Neoteinic, Worker, Soldier, etc. But write Alate or Reproductive, Worker-reproductive, Worker, Soldier-worker, Soldier, Soldier-reproductive and bend the line into a circle and we have something as logical as an artist's color-wheel. Evolution is not always progress; it may be mere change. Its best symbol is a three-dimensionally radiant point. Here the point is in the egg or egg-mass. Normally each insect that hatches must grow, as along a Gothic capital I, through various instars to adulthood. Honey-bees add something; reproductives follow one line and workers another as if guided by an invisible V. With soldiers added, ants seem directed by a piloting Y. Some species of termites, with nasutes added, indicate an X. This is no mystic Pythagorean monad, duad and triad philosophy. DARWIN thought a too rigidly aligned caste system would disrupt his theory. He would have been delighted with the intercastes found in *Reticulitermes*. As the young develop the majority seem compelled to walk the outward way of one of the rays of the equi-spaced Y. Many, however, spill out riotously between the bars, chiefly between alate and worker as varying forms of neoteinics. A few, however, in very young primary colonies compromise between soldier and worker; still fewer, seemingly from old decadent groups, compromise between soldier and reproductive; for sake of graphing initials in taxonomical figures, these have been designated as Guerrilla and Tiro or Tyro. With large enough numbers the two would probably show as much variation as the neoteinics, and *Reticulitermes* seemingly developing from the egg-mass as along six radiating lines, would be found following outward along the numerous spokes of an unseen wheel. In such a scheme the nasute would fit just where? Between the soldier and the worker as a caste with flanking intercastes, one with worker-like mandibles, the other with soldier-like mandibles? Or as a mere fork of the soldier line, itself a true though aberrant soldier? Opinions differ. Final decision should await experience in growing living material in its native habitats. Such a scheme would help take care of the majority of known castes and intercastes among social insects. Among termites, however, additional size variations must be reckoned with. In small primary *Reticulitermes* groups small definitive soldiers begin in the fourth instar and moult to final form in the fifth instar. As the population increases the final form is delayed until the sixth, seventh, and in very large colonies a huge eighth instar. Workers keep pace with this advance. In *R. flavipes* my cultures *after a period of four years* produced flying alates from earlier flying pairs, and even as late as the fifth year in two distinct sizes, so much so that an expert would take the smaller ones for *R. virginicus*. Such variations were not found in alates grown from neoteinic eggs of *R. hesperus* in fifteen months. The size variations may be called subcastes. With two such indicated for the soldier-worker and perhaps, *but not certainly*, two for the soldier-reproductive, fourteen or fifteen castes, intercastes, and subcastes confront us in *Reticulitermes*. This matter of intercaste and what I have termed subcaste is also encountered in GRASSÉ



and NOIROT's study of *Calotermes flavicollis* before the Academy of Science, November 18, 1946 (v. *Comptes Rendus des séances de l'Académie des Sciences*, t. 223, pp. 929-931, séance du 27 novembre 1946). In Meridian States Research VII, 1:1, 1946 comment is made on T. E. SNYDER's observations on intercaste and his calling my attention to GÆTSCH's report of supposedly a nasute-soldier, in 1939. This is perhaps among the most valuable information received on my query in Neighborhood Research, II, 3:2, 1938 as to how a nasute would fit into my graph. See also Biological Abstracts, 1939, Entry No. 1636. Limited here to *Reticulitermes* it is not my role to answer this question. If primary eggs or larva were transferred to supplementary colonies, or vice versa what would be the result was a suggested question in the same article. So belligerent is *Reticulitermes* that transferred young are set upon and killed. Some were protected until acceptable whereupon the diminutives set upon their guests and cut off their antennæ. Hopes are still entertained of transferring eggs, but less belligerent genera for experiments like this are desirable. It would shed great light on the problem of soldier inhibition, if someone carried this problem through. We need more experiments. The fragmentary nature of our information is deplorable. How many authors have grown termites from egg to alate? Meanwhile the fundamental facts of the classification published in 1938 in Neighborhood Research and revised in Science, January 29, 1943 (v. *Bio. Abs.* 43, entry 17671) remain workable, viz., a termite hatching from an egg at E will grow either toward A to become an alate; toward E to become neotenic; W, worker; C, guerrilla; S, soldier, or else toward T to become a tiro. A, W, and S are usually regarded as castes; N, G, and T as intercastes. Any individual definitively fixed in a caste at a definite instar and so varying in size is merely regarded as in a subcaste, or sub-intercaste. Modified application for certain other social insect groups seems possible.

	A	
T	E	N
S	G	W

# A NEW INTERPRETATION OF THE FREQUENCY CURVES ASSOCIATED WITH ANT POLYMORPHISM

by E. O. WILSON

*The Biological Laboratories, Harvard University.*

It is the purpose of the present paper to demonstrate that the distinctive size-frequency curves associated with the successive phylogenetic stages of ant polymorphism can be interpreted as the outcome of various degrees of divergence of two larval groups past a critical point in larval development. Also, it is proposed that the curves associated with the more elementary stages of polymorphism may be a simple function of larval competition. This concept has been derived principally from circumstantial evidence, and from the outset the writer freely admits that it represents but one of several explanations possible. The reason for discussing it now in its unproven form is that it brings to emphasis a little-known aspect of caste determination which must be carefully considered in the early years of experimental study ahead.

Worker polymorphism in ants arises phylogenetically by an extension of intranidal size variability sufficient to allow the expression of adult allometry (WILSON, 1953 *a*). The lower limits of polymorphism must therefore be expressed in terms of allometry alone and not polymodality of the size-frequency curve, as previously believed by many myrmecologists. At the same time changes in the frequency curve typically accompany changes in the allometric regression line, and in advanced stages of polymorphism the two conditions are closely correlated. The most widespread elementary stage of polymorphism is characterized by the allometric regression line having a single slope (termed "monophasic allometry" in the above publication) and the size-frequency curve being bimodal, with the two constituent curves broadly overlapping to form a distinctive asymmetrical figure (fig. 1A-center). Evolution in the frequency curve proceeds from this stage to complete dimorphism by a progressive separation of the two constituent curves and a final elimination of the intermediates.

The bimodal frequency curve would seem to be most simply and adequately interpreted as expressing two diverging groups of individuals. If a mathematical model were to be drawn consisting of two broadly overlapping frequency distributions, one larger than the other, the asymmetrical curve of figure 1A-center would be obtained. The gaps between the two curves would be filled, of course, by the summation of the overlapping

frequencies. If the two curves were now to be pulled gradually apart, the intermediate summation would rapidly decrease, and we would obtain after successive intervals the equivalence of the several phylogenetic stages connecting simple polymorphism and complete dimorphism. In terms of frequency distribution alone, we might conceive of caste determination as follows: there is a critical point, or zone, in larval development at which individual larvae embark on one or the other of two developmental

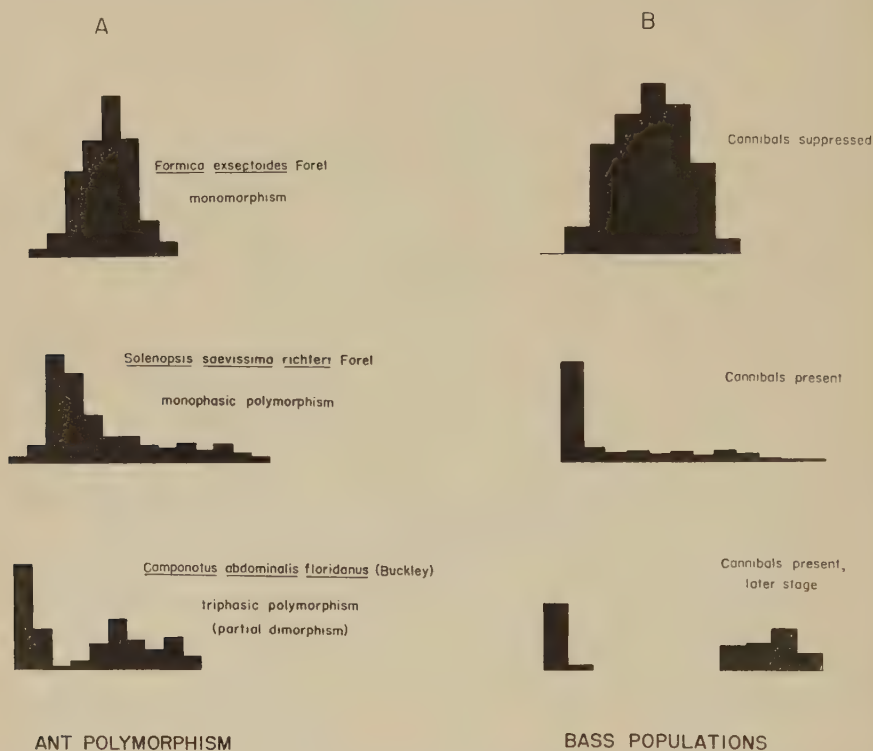


Fig. 1. — *A*, frequency curves associated with polymorphism in single colonies of three species of ants. *B*, frequency curves of populations of small-mouth bass, with and without cannibals (data from LANGLOIS, 1936).

pathways, which pathways may be distinguished by a feature as simple as a certain speed of development. It is obvious that the degree of divergence following the critical point, i. e., the degree to which the two resultant groups of larvae separate, will depend on the length of the growing period between the critical point and pupation and on how rapidly the two pathways diverge. It is theoretically feasible that the changes in frequency distribution which occur in the phylogenetic development of polymorphism can be explained entirely by one or both of two processes connected with the critical point of development: either the degree of divergence of the developmental pathways increases progressively after the critical point has been fixed in the larval life history, or the critical point

retrogresses away from the onset of pupal development back through larval life, or both. I have represented the first alternative in figure 2. Here the two developmental pathways increasingly diverge from a fixed critical point, resulting finally in a separation of the two size groups (complete dimorphism). I believe this particular scheme is favored by the very sparse data on larval development which is at our present disposal. FALCONER SMITH (1944) on *Camponotus* sens. str. and T. C. SCHNEIRLA (unpublished; personal communication) on *Eciton* have found evidences of an early divergence in these primitively polymorphic groups; the larger larvae in young broods tend to end their larval development larger, and in *Eciton* this may be associated with varying specific-growth-rates of the

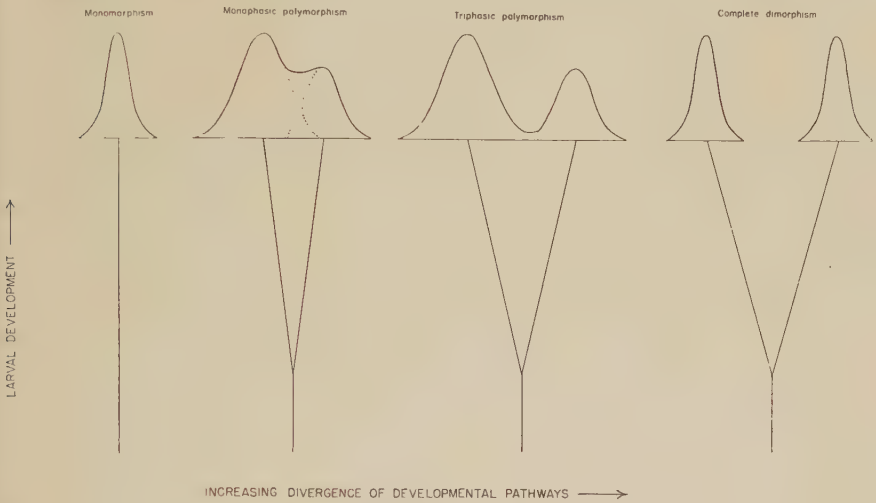


Fig. 2. — Hypothetical course of evolution of the polymorphism frequency curves. In larval development, the critical point appears in monophasic polymorphism, and evolution proceeds by a progressive increase in the divergence of the developmental pathways beyond the critical point. The resultant ideal frequency curves are shown above at the end of larval development.

limb imaginal discs. LEDOUX (1950) reports divergence of major and minor larvae as early as the second instar in the partially dimorphic (*Ecophylla longinoda*, and BRIAN (1952) has established the critical point of queen-worker divergence in *Myrmica rubra* as far back as the early part of the terminal instar, seeming to leave open the possibility of even earlier divergence with the statement, "Larger hibernating larvae tend to achieve this (queen path) more often than smaller ones in spite of the fact that they begin at a later stage of development." FLANDERS (1953) has proposed that the critical point exists at some period of embryonic development, but as I have shown elsewhere (WILSON, 1953 *b*), FLANDERS is most probably thinking only in terms of complete dimorphism and has no reasonable evidence, circumstantial or otherwise, with which to support his views as far as ants are concerned. Actually, existing experimental data oppose his hypothesis.



Whether the critical point is actually established primitively in early larval life or whether it is progressively pushed back remains to be seen. The important point made here is that the demonstrations of a simple mechanism involving one or both of these processes could explain fully the shape of the frequency curves associated with all of the known phylogenetic stages of polymorphism.

We are now in a position to consider the proposition that the frequency curves of elementary stages of polymorphism may be the outcome of direct larval competition. Specifically, the critical point may be nothing more than that stage of development at which a small group of larger larvae take the lead over their sisters and begin to pull away by virtue of their greater attraction to the adult nurses. An excellent analogy is provided by the case of the small-mouth bass *Micropterus dolomieu* (LACEPEDE) under rearing pond conditions as reported by LANGLOIS (1936). Fry placed in individual rearing ponds numbered up to 20,000 and were initially all about the same size and age. At first the entire population of a single pond swam in a closely knit school, but this tended to break up with growth and increased activity. As the entomotrachean food supply diminished relative to the bulk of fish, certain larger individuals departed from the open water aggregation, stationed themselves in concealed niches around the pond margin, and began to feed on the remaining school fish. From this period on the cannibals rapidly diverged in their growth from the smaller open-water individuals. The frequency curves based on entire pond populations through the remainder of the growing period show a progressively marked bimodality strikingly similar to that seen in the phylogenetic development of ant polymorphism (fig. 1B). Populations in which cannibalism was prevented remained unimodal throughout the growing period.

The increasing bimodality of the bass curves resulted not from intrinsic growth difference between the two groups, but rather from the ability of certain larger individuals to accelerate their own growth at the expense of their fellows. In short, they acquired a food supply not available to the smaller fish. The act of cannibalism is itself of little concern in this relationship except that it provided the new food source; it obviously had no deleterious effect on the smaller individuals which escaped being eaten. The same type of opportunism may occur in ant broods. Certain larger larvae may attract the attention of their nurses enough to accelerate their own growth; the larger they become, the more attention they attract, and vice versa, resulting in an "autocatalytic" impetus to growth. The fact that worker ants often tend to segregate larvae of different sizes would no doubt contribute heavily to this process.

Larval competition has the greatest chance of being important in the more elementary stages of polymorphism, including monophasic and diphasic allometry (cf. WILSON, 1953 a). In triphasic allometry and complete dimorphism there is such a marked disparity between the castes, and such close correlation of the frequency curves with the allometry

curves, that it is almost necessary to assume that some sort of intrinsic physiological regulation is acquired at the critical point and operates past it. In addition, it seems doubtful that under conditions of competition alone the two constituent frequency curves would ever separate completely; in the bass the intermediates were presumably eliminated by the action of the cannibals.

There is one outstanding potential discrepancy in the foregoing comparison of bass and ants, but it is a discrepancy which stands a good chance of being resolved so completely as to actually contribute to the theory. This is the fact that the bass populations developed from individuals of the same age and initially of the same approximate size, whereas ant larvae are presumably hatched from eggs laid over a long period of time by the queen. It is reasonable to assume that if the ant larvae are of completely heterogeneous ages and if the frequency pattern is dependent on larval competition, a well-ordered bimodality will rarely or never emerge. Seemingly it could emerge only if there were some periodicity in oviposition—at least enough to separate the successive broods of larvae by a time gap amounting to a good part of the period of larval development. Such an ovipository cycle has been recorded in *Eciton* by SCHNEIRLA (1944), in *Myrmica* by BRIAN (1953), and in a small colony of *Lasius sitkaensis* Perg. by the present writer (unpublished), but virtually nothing is known about the majority of groups which show polymorphism at the level of monophasic and diphasic allometry.

Despite this lack of direct evidence, one generalization can be made about the reproduction of groups showing *elementary* polymorphism which may have utmost significance with respect to the question of ovipository periodicity: *these groups as a rule are characterized by monogyny*. The presence of a single nest queen does not necessarily result in periodicity, but it may greatly facilitate it. Examples of monogynous polymorphic groups include sections of *Myrmecia*, all of the *Dorylinæ*, *Pogonomyrmex*, *Atta*, *Solenopsis* s. str., *Melophorus*, *Myrmecocystus* and most *Camponotus*. Conversely, the groups which show marked polygyny, often associated with colony fusion, are nearly always, monomorphic or (infrequently) completely dimorphic.

Examples include *Ponera*, *Leptothorax*, *Meranoplus*, *Crematogaster*, *Iridomyrmex*, and many others. It is also noteworthy that within the genus *Monomorium* the well-known polygynous species are monomorphic (e. g., *floricola*, *minimum*, *pharaonis*, *viridum*), while in the genus *Camponotus* the one species known to us to be greatly polygynous, *Camponotus (Colobopsis) vitreus* F. SMITH, is completely dimorphic (*teste* W. L. BROWN). This relationship of simple polymorphism and monogyny seems too close to be due to chance alone, and the inference made here is that monogyny may be part of an ovipository regulating mechanism underlying the incipient bimodal frequency dispersion of castes.

### Summary.

The frequency curves characterizing all stages in the phylogenetic development of ant polymorphism can be interpreted most simply on the basis of divergence of two size groups of larvae beyond a critical point in larval development. The degree of divergence, and with it the decrease of the medias, depends on the amount of development, or the rate of divergence, following the critical point. The frequency curves characterizing the more elementary stages of polymorphism can be explained on the basis of simple competition among larvae, providing that a fair degree of ovipository periodicity obtains. This interpretation is at present supported principally by inconclusive circumstantial evidence, and it is admitted that other explanations may be found to hold equally well.

### LITERATURE CITED.

1952. BRIAN (M. V.). — Further work on caste-determination in *Myrmica* (*Bull. Union Int. Ins. Soc.*, **1**, 2, 17-20). — 1953. Summer population changes in colonies of the ant *Myrmica* (*Phys. Comp. Oec.*, **2**, 248-262).
1953. FLANDERS (S. E.). — Caste determination in the social *Hymenoptera* (*Scientific Monthly*, **76**, 142-148).
1936. LANGLOIS (T. H.). — A study of the small-mouth bass, *Micropterus dolomieu* (Lacepede) in rearing ponds in Ohio (*Ohio Biol. Surv. Bull.*, **6**, 189-225).
1950. LEDOUX (A.). — Recherche sur la biologie de la Fourmi fileuse (*Ecophylla longinoda* Latr.) (*Ann. Sci. Nat., Zool.*, **12**, 189-225).
1944. SCHNEIRLA (T. C.). — The reproductive functions of the army-ant queen as pace-makers of the group behavior pattern (*Jour. N. Y. Entom. Soc.*, **52**, 153-192).
1944. SMITH, FALCONER. — Nutritional requirements in *Camponotus* ants (*Ann. Amer. Ent. Soc.*, **37**, 401-408).
- 1953 a. WILSON (E. O.). — The origin and evolution of polymorphism in ants (*Quart. Rev. Biol.*, **28**, 136-156). — 1953 b. On Flanders' hypothesis of caste determination in ants (*Psyche*, **60**, 15-20).
-

## CORRESPONDANCE

### Les sources de M. Martin LÜSCHER

Il est fort pénible d'avoir à défendre sa priorité en matière de recherche scientifique, surtout à l'égard de quelqu'un qui fut un peu votre élève.

1° En 1949 (1), M. Martin LÜSCHER décrit un modèle de nid pour l'élevage des Termites, qu'il donne comme étant de son invention. Or ce nid était construit dans mon laboratoire depuis 1937, notamment par M. LE MASNE, alors mon aide technique. La description correspond *jusque dans les détails* (par exemple, fermeture du nid par une pince de pantalons cyclistes) au modèle existant au « Laboratoire d'Évolution, 105, boulevard Raspail, Paris ».

2° M. LÜSCHER, en 1951, a présenté au Congrès international d'Entomologie une note intitulée « New evidence for an ectohormonal control of caste determination in Termites », dans laquelle il décrit une expérience tendant à démontrer l'existence d'une « ectohormone » dans la production des sexués de remplacement chez les Termites. Cette expérience fut exécutée pour la première fois, par moi-même et M. LE MASNE, en 1938 ; j'y ai fait allusion au cours du colloque international sur « La Structure et la Physiologie des Sociétés animales » (Paris, 1950) (2). M. Harro BUCHLI a d'ailleurs mis publiquement les choses au point en discutant la communication de M. Martin LÜSCHER (3).

3° M. Martin LÜSCHER, dans un article publié dans la revue *Scientific American* de mai 1953, sous le titre « The Termite and the cell », attribue à LIGHT la découverte de la détermination non génétique des castes. Il oublie que GRASSI et SANDIAS (1893), dans un mémoire qui fait notre admiration, E.-M. MILLER (1942), GRASSÉ et NOIROT (1946-1947) en ont donné les preuves expérimentales, alors que LIGHT s'est contenté d'avancer des hypothèses, incontestablement intéressantes, mais n'a jamais pu démontrer par une expérience *positive* l'existence de l'ectohormone. En outre, M. Martin LÜSCHER prend à son compte la notion de « pseudo-ouvriers » (*pseudoworkers*), que nous avons établie avec Charles NOIROT (4) en 1947 et exposée largement dans le tome 9 du *Traité de Zoologie* (1949) ;

(1) *Acta tropica*, vol. 6, p. 161-165.

(2) *Structure et Physiologie des Sociétés animales*, 1950, un vol. 321 pages (voir p. 116).

(3) M. LÜSCHER donne de cette expérience (qui n'est pas la sienne) une interprétation qui lui appartient et que nous lui abandonnons d'autant plus volontiers qu'elle nous paraît fort discutable.

(4) GRASSÉ (P.-P.) et NOIROT (Ch.), Le polymorphisme social du Termite à cou jaune (*Calotermes flavicollis*). Les faux ouvriers ou pseudergates et les mues régressives (*C. R. Acad. Sc.*, Paris, 1947, vol. 224, p. 219).



nous avons même créé le terme de *pseudergate*. Et chose piquante, dans ce même article, M. LÜSCHER emploie ce mot, sans doute par mégarde (dans la légende d'une figure) et, naturellement, oublie de nous mentionner.

Tout s'éclaire lorsque l'on sait que M. Martin LÜSCHER, bénéficiaire d'une bourse du Centre national de la Recherche scientifique, a fréquenté notre laboratoire pendant l'année scolaire 1947-1948 pour s'initier à la biologie des Termites. Sans doute ne fait-il plus le partage de ce qui lui a été donné et de ce qu'il a réellement apporté. Cette mise au point l'aidera à préciser ses souvenirs, mais j'en doute, car, pour des raisons identiques, il a déjà été l'objet d'un rappel à l'ordre de ma part, et cela sans effet.

Pierre-P. GRASSÉ.

---

## II

# NOUVELLES DE L'UNION

## LISTE ALPHABÉTIQUE DES MEMBRES DE L'UNION INTERNATIONALE POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX

A la demande du Comité directeur de Copenhague, le Secrétariat présente ci-dessous la liste alphabétique de tous les membres actuels de l'U. I. E. I. S.

Pour chaque membre, l'ordre suivi pour les divers renseignements donnés est le suivant :

NOM (Prénom). — Titre. — Adresse. — NATIONALITÉ. — *Spécialités*.

Il manque dans cette liste quelques indications de spécialités ; il peut manquer aussi quelques noms de membres de l'Union. Le Secrétaire prie tous ceux qui relèveront des erreurs de l'en excuser, et c'est avec reconnaissance qu'il recevra toutes les critiques ou les rectifications qui s'imposent.

G. RICHARD.

### *Abréviations de nationalités*

### *Abréviations de spécialités.*

AN. Angola.  
BE. Belgique.  
BR. Brésil.  
CA. Canada.  
DA. Danemark.  
DE. Allemagne.  
FR. France.  
GB. Grande-Bretagne.  
IN. Inde.  
IS. Israël.  
IT. Italie.  
JA. Japon.  
LU. Luxembourg.  
NE. Hollande.  
SA. Afrique du Sud.  
SR. Sarre.  
SW. Suède.  
SZ. Suisse.  
U. S. A. États-Unis d'Amérique.

**Ac.** Acridoidea.  
**Ap.** Apoidea.  
**I.** Isoptera.  
**F.** Formicoidea.  
**Hy.** Hymenoptera, en général.  
**My.** Myrmecophiles.  
**Te.** Termitophiles.  
**V.** Vespoidea.  
**I. S.** Insectes sociaux, autres que les groupes précédents.  
**P. S.** Phénomènes sociaux en général.  
**Ph. I. S.** Physiologie des Insectes sociaux.

## A

ALLEE (W. C.). Prof., Depart. of Biology, University of Florida. *Gainesville*, U. S. A. **P. S.**  
ALTMANN (G.). Zoologisches Institut, Universität Saarbrücken. *Saarbrücken 3*, SR. **Ap.**  
ANDRÉ (S.). 64, rue Madame, *Paris-VI<sup>e</sup>*, FR. **Ac.**

- ARAUJO (R. L.). Prof., Instituto Biologico. Caixa Postal 7119, *São Paulo*, BR. **I. et V.**  
 AUTRUM (H.). Prof., Zoologisches Institut der Universität. Bahnhofstr. 28, *Göttingen*, DE. **Ap. et Ph. I. S.**  
 AUTUORI (M.). Prof., Instituto Biologico. Caixa Postal 7119, *São Paulo*, BR. **F.**

**B**

- BADONNEL (A.). Prof. 4, rue Ernest-Lavis, *Paris-XII<sup>e</sup>*, FR. **I. S.**  
 BATAN (M.). Dir., Institut Pyrénéen du Miel. *Ossun* (Hautes-Pyrénées), FR. **Ap.**  
 BECKER (G.). Dozent, Material prüfungsamt. Unter den Eichen 87, *Berlin Dahlem*, DE. **I.**  
 BERLAND (L.). Sous-directeur, Laboratoire d'Entomologie. 45 bis, rue de Buffon, *Paris-V<sup>e</sup>*, FR. **F. et V.**  
 BERNARD (F.). Prof., Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences. *Alger* (Algérie), FR. **F.**  
 BEUTLER (R.). Prof., Zoologisches Institut der Universität München. Luisenstr. 14, *München 2*, DE. **Ap.**  
 BIER (K.). Institut f. Angewandte Zoologie der Universität. Röntgenring 10, *Würzburg*, DE. **F.**  
 BISCHOFF (H.). Prof., Zool. Museum der Humboldt Universität. Invalidenstr. 43, *Berlin N. 4*, DE. **Hy.**  
 BISGAARD (C.). Kommunelaerer. St. Kongensgade 96<sup>n</sup>, *Copenhagen F*, DA. **F.**  
 BODENHEIMER (F. S.). Prof., Hebrew University. *Jerusalem*, IS. **P. S.**  
 BOETIUS (J.). Assistent, Denmarks Akvarium. Charlottenlund Slotspark, *Charlottenlund*, DA. **Ap.**  
 BONAVENTURA (G.). Istituto Patologia del libro. Via Milano, *Roma*, IT. **I.**  
 BONNEMAISON (L.). Dr., Station Centrale de Zoologie agricole. Route de Saint-Cyr, *Versailles* (Seine-et-Oise), FR. **I. S.**  
 BORCHERT (A.). Prof., Institut f. Vet. Med. Parasitologie. Reinhardstr. 4, *Berlin N. 27*, DE. **Ap.**  
 BORGMEIER (P.). Prof. Caixa Postal 23, *Petropolis, Rio de Janeiro*, BR. **Te.**  
 BÖTCHER (F. K.). Direktor der Bayer. Landesanstalt für Bienenzucht. Bohnenplatz 21, *Erlangen*, DE. **Ap.**  
 VAN BOVEN (J. K. A.). St. Christoffelstraat 2, *Roermond*. NE. **F.**  
 BRANDT (H.). Dr., Bayerische Landesanstalt f. Pflanzenbau und Pflanzenschutz. Königinstrasse 36, *München 23*, DE. **F.**  
 BRIAN (M. v.). Prof., Furzebrook Research Station. Wareham, Dorset, GB. **F.**  
 BRIEN (P.). Prof., Université de Bruxelles, Institut Zoologique Torley-Rousseau. 50, avenue Fr.-Roosevelt, *Bruxelles*, BE. **P. S.**  
 BUCHLI (H.). Laboratoire d'Évolution. 105, boulevard Raspail, *Paris-VI<sup>e</sup>*, FR. **I.**  
 BUCHNER (R.). Dr., Zoologisches Institut der Universität. Luisenstr. 14, *München 2*, DE. **Ap.**  
 BÜDEL (A.). Dr., Versuchsstelle f. Bienenphysik, München. Waldesruhe 20, *München-Grosshadern*, DE. **Ap.**  
 BUTLER (C. G.). Prof., Rothamsted Experimental Station. Harpenden Herts, GB. **Ap.**

**C**

- CABANES (J.). Dr., 91, avenue de La Bourdonnais, *Paris-VII<sup>e</sup>*, FR. **Ap.**  
 CANDURA (G.). Dr., Osservatorio Fitopatologica per la Ven. Trident. *Bolzano*, IT. **P. S.**  
 CARTHY (J. D.). Dr., Depart. of Zoology, Queen Mary College. Mile end Road, *London E.1*, GB. **F.**

- CHANDLER (L.). Entomology Depart., Agricultural Hall, Purdue Univ. *Lafayette*, Indiana, U. S. A.
- CHAUVIN (R.). Directeur de la Station de Recherches apicoles. *Bures-sur-Yvette* (Seine-et-Oise), FR. **A.** et **P. S.**
- CHIAROMONTE (A.). Dr., Istituto Agr. per l'Africa Italiana. Via Fibonacci 13, *Firenze*, IT. **I.**
- CHOPARD (L.). Prof., Laboratoire d'Entomologie du Muséum. 45 bis, rue de Buffon, *Paris-V<sup>e</sup>*, FR. **Ac.**
- CHRISTENSEN (P. H.). Privatdocent, Dr., Universitetets Institut for almindelig Zoologi. Universitetsparken 3, *Copenhagen*, DA. **Ap.** et **V.**
- CLÉMENT (G.). Attachée de Recherches, Laboratoire d'Évolution. 105, boulevard Raspail, *Paris-VI<sup>e</sup>*, FR. **I.**
- CLOYD (W. J.). Dr., Depart. of Zoology and Entomology, University of Tennessee. *Knoxville*, Tennessee, U. S. A.
- COGHILL (D.). Dr., P. O. Box. 135, *Stellenbosch*, SA. **I.**
- COLA (A.). Dr., Depart. of Zoology and Entomology, University of Tennessee. *Knoxville*, Tennessee, U. S. A.
- CONSANI (M.). Dr., Via San Nicoló 25, *Firenze*, IT. **F.**
- COSTA LIMA (A. DA). Prof. Caixa Postal 25, *Rio de Janeiro D.F.*, BR. **T.**
- COSTA MACHADO (J.). Escola de Agricultura. Cruz das Almas, *Bahia*, BR.
- COUSIN (G.). Prof. 12, rue Cuvier, *Paris-V<sup>e</sup>*, FR. **Ac.** et **I. S.**
- CUSCIANNA (N.). Dr., Osservatorio Malat. Piante. Corso Cavallotti, *San Remo*, IT. **F.**

## D

- DELAMARE-DEBOUTEVILLE (C.). Chef de travaux, Laboratoire Arago. *Banyuls-sur-Mer* (Pyrénées-Orientales), FR. **I. S.**
- DELEURANCE (E. P.). Chargé de recherches. Laboratoire d'Évolution. 105, boulevard Raspail, *Paris-VI<sup>e</sup>*, FR. **V.**
- DELMAS (R.). Prof., École Nationale d'Agriculture. *Montpellier* (Hérault), FR. **Ac.**
- DESNEUX (J.). Dr., 27, rue Montoyer, *Bruxelles*, BE. **I.**
- DREHER (K.). Dr., Versuchsstation des Landesverbandes, Kurhessischer Imker. Ketzerbach 63 1/2, *Marburg/Lahn*, DE. **Ap.**

## E

- EMERSON (A.). Prof., Depart. of Zoology, University of Chicago. *Chicago 27*, Illinois, U. S. A. **I.**
- EVANS (H. E.). Prof., Depart. of Entomology, Cornell University. *Ithaca*, New York, U. S. A.

## F

- FEYTAUD (J.). Prof. Le Poupeau, *Le Taillan-Médoc* (Gironde), FR. **I.**
- FISCHER (R. L.). Prof., Division of Entomology, University of Minnesota. *Saint Paul 1*, Minnesota, U. S. A. **Ap.**
- FLANDERS (E.). Prof., Citrus experiment station, Depart. of Biology control, University of California. *Riverside*, California, U. S. A. **Ap.**
- FRINGS (H.). Dr., Depart. of Zoology and Entomology, Pennsylvania State College. *State College*, Pennsylvania, U. S. A. **Ph. I. S.**
- FRISCH (K. von). Prof., Dir. Zoologisches Institut der Universität München. Luisenstr. 14, *München 2*, DE. **Ap.**



## G

- GALLO (A.). Dr., Istituto Patologia del Libro. Via Milano, *Roma*, IT. **I.**
- GARROUSTE (L.). 19 bis, avenue Baudoin, *Deuil* (Seine-et-Oise), FR. **Ap.**
- GELMETTI (L.). Dr., Istituto di Zoologia, Università. *Pavia*, IT. **I.**
- GIORDANI-SOIKA (A.). Dr., Istituto Zoologia, Università. *Modena*, IT.
- GHIDINI (G. M.). Dr., Via Montevideo 1-9, *Genova*, IT. **I.**
- GOETSCH (W.). Prof., Zoologisches Institut der Universität Graz. Universitätsplatz 2, *Graz*, Österreich, DE. **I. et F.**
- GOETZE (G.). Prof., Dir. Institut f. Bienenkunde der Universität Bonn. Kronprinzenstr. 16, *Bad Godesberg*, DE. **Ap.**
- GOIDANICHI (A.). Istituto di Entomologia Agraria, Università. *Torino*, IT.
- GONCALVÈS (D. R.). Prof. Caixa Postal 1784, *Rio de Janeiro*, BR. **F.**
- GONTARSKI (H.). Dr., Instituts f. Bienenkunde a.d. Universität Frankfurt/Main in Oberursel/Taunus. *Eichenwäldchen*, DE. **Ap.**
- GÖSSWALD (K.). Prof., Institut f. Angewandte Zoologie der Universität Würzburg. Röntgenring 10, *Würzburg*, DE. **F. et P. S.**
- GOTHE (H.). Forstmeister. Vorderburg, *Schlitz/Hessen*, DE. **F.**
- GRANDI (G.). Prof., Istituto Entomologia Università. Via F. Re 6, *Bologna*, IT. **F.**
- GRANDORI (R.). Prof., Istituto Entomologia Agraria e Bachicoltura Università. Via Celoria 2, *Milano*, IT. **P. S.**
- GRASSÉ (P. P.). Prof., Directeur du Laboratoire d'Évolution. 105, boulevard Raspail, *Paris-VI<sup>e</sup>*, FR. **I.**
- GRIFFIN (F. J.). 29 Bushy Park Gardens, *Teddington*, Middlesex, GB.
- GRIFFIN (D.). Headmaster, Selim School. *Aden*, Arabie, GB.
- GRISON (P.). Maître de recherches, Station Centrale de Zoologie agricole. Route de Saint-Cyr, *Versailles* (Seine-et-Oise), FR. **I. S.**
- GROS (A. E.). 155 Glenferg Road, Catford, *London*, GB.
- GUIGLIA (D.). Dr., Museo civico storia naturale. Via Br. Liguria 9, *Genova*, IT. **F.**

## H

- HAAS (A.). Dozent., Berchmanskolleg. Biol. Abteilung. *Pullach bei München*, DE. **I. S.**
- HAMBLETON (J. I.). Chief, Division Bee Culture and Biological control U. S. D. A., Agric. research center. Building A, *Beltsville*, Maryland, U. S. A. **Ap.**
- HARRIS (V. W.). Prof., British Museum Nat. Hist. Cromwell Road, *London S.W.7*, GB. **I.**
- HASE (A.). Prof., Biologische Zentralanstalt Berlin Dahlem. Archivstr. 15 b, *Berlin Dahlem*, DE. **V.**
- HASKINS (C. P.). Prof., Haskins Laboratories. 305 East 43rd. Street, *New York*, U. S. A. **F.**
- HAYDAK (M. H.). Dr., University Farm. *Saint Paul 1*, Minnesota, U. S. A. **Ap.**
- HEADLEY (A. E.). Dr., 1727 East 45th. Street, *Ashtabula*, Ohio, U. S. A.
- HEFFELL (D. H.). 3 Jacomb Place, Bridgemary, *Gosport, Hants*, GB.
- HEPPELL (D.). Stoff C. P. O'. S. Mess, H. M. S. Ricasoli. *Malte*, GB.
- HERFS (A.). Direktor, Termitenstation der Farbenfabriken Bayer. *Leverkusen*, DE. **I.**
- HEROLD (E.). Pfarrer, Weisses Haus. Post Untereisenheim *Unterfranken*, DE. **Ap.**
- HOFFMANN (C.). Institut f. Angewandte Zoologie der Universität. Röntgenring 10, *Würzburg*, DE. **Ap.**
- HOJGAARD (M.). Direktor, Denmarks Akvarium. Charlottenlund Slotspark, *Charlottenlund*, DA, **Ap.**

- HOLLANDE (A.). Prof., Laboratoire de Biologie générale, Faculté des Sciences.  
*Alger*, Algérie, FR. **I**.
- HÖLDOBLER (K.). Dr., Hauptstr. 51/1, *Ochsenfurt/Main*, DE. **F**.
- HUFFMAN (E. W.). Ohio State University. *Columbus*, Ohio, U. S. A.
- HÜSING (J. O.). Dr., Institut f. Landw. Zoologie. Wilhelmstr. 20, *Halle/Saale*, DE. **Ap**.

**I**

- IMANISHI (K.). Jinbun Kagaku, Labor. of Kyoto University. *Kyoto*, JA.
- IWATA (K.). Prof., Entomological Labor., Hyogo University of Agric. *Sasayama*, Hyogo Pref, JA, **V**.

**J**

- JOLIVET (P.). Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique. 31, rue Vautier,  
*Bruxelles 4*, BE. **I S**.
- JOLY (P.). Prof., Laboratoire de Biologie animale. 12, rue de l'Université, *Strasbourg* (Bas-Rhin), FR. **Ac.**, **Ap**. et **I S**.
- JORGENSEN (P.). Kommunelaerer. Carl Blochs Allé 1, *Copenhagen, Soborg*, DA. **V**.
- JUCCI (C.). Prof., Istituto di Zoologia « L. Spallanzani ». *Pavia*, IT. **I**.

**K**

- KAESER (W.). Dr., Institut f. Bienenkunde, Stefan Meier str. 26, *Freiburg im Breisgau*, DE. **Ap**.
- KEMPF (W. W.). Dr., Caixa Postal 32, *Agudos S. P.*, BR. **Ap**.
- KERR (W. E.). Dr., Escola sup. de Agricultura. *Piracicaba, São Paulo*, BR. **Ap**.
- KEUWABARA (M.). Zool. Inst., Fac. Sc., Kyushu University. *Fukuoka*, JA.
- KING (R. L.). Dr., Zoology department, State University of Iowa. *Iowa City*, Iowa, U. S. A.
- KLOFT (W.). Dr., Institut f. Angewandte Zoologie der Universität. Röntgenring 10, *Würzburg*, DE. **I**, **Ap**. et **F**.
- KNIERIN (J. A.). Ohio State University. *Columbus*, Ohio. U. S. A.
- KOCH (A.). Direktor und Prof., Bundesforschungsanstalt f. Kleintierzucht Dörnbergstrasse 25/27, *Celle*, DE. **Ap**.
- KOCH (A.). Prof., Paul Buchner Instituts f. experimentelle Symbiose forschung. Luisenstr. 14, *München 2*, DE. **F**. et **I**.
- KUGLER (H.). Dr., Landwehrstr. 15, *Schweinfurt*, DE. **Ap**.
- KUTTER (H.). Pharmaciens. *Flawill*, Saint-Gall, SZ. **F**.

**L**

- LABERGE (W. E.). Depart. of Entomology, University of Kansas. *Lawrence*, Kansas, U. S. A.
- LARSSON (S. G.). Dr., Holger Danskes Vej. 88, *Copenhagen F*, DA. **F**.
- LAVIE (P. E.). Station de Recherches apicoles. *Bures-sur-Yvette* (Seine-et-Oise), FR. **Ap**.
- LE BERRE (J.-R.). Station Centrale de Zoologie agricole. Route de Saint-Cyr, *Versailles* (Seine-et-Oise), FR. **Ac**.
- LECLERCQ (J.). Chef de travaux, Laboratoire de Biochimie de l'Université. 17, place Delcour, *Liège*, BE. **I S**.
- LECOMTE (J.). Station de Recherches apicoles. *Bures-sur-Yvette* (Seine-et-Oise), FR. **Ap**.

- LEDoux (A.). Maître de conférences, Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences. *Toulouse* (Haute-Garonne), FR. **F**.
- LEE (G. O.). Dr., Balboa Junior College. Box 1541, *Balboa C. Z.*, U. S. A.
- LEININGER (H.). Prof. Schirmerstr. 8, *Karlsruhe*, DE. **F**.
- LENGERKEN (H.). Prof., Dir. Instituts f. Landwirtschaftliche Zoologie der Martin Luther Universität. *Halle-Wittenberg*, DE. **Ph. I. S**.
- LE MASNE (G.). Chef de travaux, Laboratoire d'Évolution. 105, boulevard Raspail, *Paris-VI<sup>e</sup>*, FR. **F**.
- LERICHE (A.). I. F. A. N. *Saint-Louis*, Sénégal, Mauritanie, A. O. F., FR. **I. S**.
- LHELIAS (C.). Laboratoire de Génétique évolutive. *Gif-sur-Yvette* (Seine-et-Oise). FR. **Ap**.
- LINDAUER (M.). Dr., Zoologisches Institut der Universität München, Luisenstr. 14, *München 2*, DE. **Ap**.
- LLAMAS (L.). Direct., Instituto Biología. Casa del Lago, *Chapultepec*, Mexico, U. S. A.
- LOUVEAUX (J.). Station de Recherches apicoles. *Bures-sur-Yvette* (Seine-et-Oise), FR. **Ap**.
- LÜSCHER (M.). Dr., Tropeninstitut. *Basel*, SZ. **I**.

## M

- MALLACH (N.). Dr., Bayerische Landesanstalt f. Pflanzenbau und Pflanzenschutz. Königinstr. 36, *München 23*, DE. **Ap**.
- MANUNTA (C.). Dr., Istituto di Biologia e Zoologia generale, *Sassari*, IT. **F**.
- MARÉCHAL (P.). Prof. 48, rue de Campine, *Liège*, BE.
- MARKL (W.). Dr., Naturhistorisches Museum. Augustinergasse 2, *Basel*, SZ, **I. S**.
- MARTELLI (G.). Dr., Istituto Entomologia Agraria. Piazza conte Moriana 8, *Sassari*, IT. **P. S**.
- MARTIN (M.). Museum of Comparative Zoology, Harvard University. *Cambridge*, Massachusetts, U. S. A.
- MASUDA (H.). Suwa-mura. *Kodeva*, Yamashima Pref, JA.
- MATHIS (M.). Dr., Institut Pasteur. *Tunis*, Tunisie, FR. **Ap**.
- MAUERMAYER (G.). Dr., Böcklinstr. 60, *München 19*, DE. **Ap**.
- MELIS (A.). Dr., Stazione Entomologia Agraria. Via Romana 15-17, *Firenze*, IT. **P. S**.
- MEYER (G.). Dr., Biolog. Laboratorium der DEOSWAG Chemie Gesellsch. m. b. H. *Rheinberg/Rhld*, DE. **F** et **I**.
- MILLER (E. M.). Dr., Depart. of Zoology, University of *Miami*. Florida, U. S. A.
- MIYAJI (A.). Dr., Kyoto University Zool. Laboratory. *Kyoto*, JA. **V**.
- MOREAUX (R.). Dr., 20, rue Verlaine, *Nancy* (Meurthe-et-Moselle), FR. **Ap**.
- MORIMOTO (M.). Zool. Inst., Fac. Sc., Kyushu University. *Fukuoka*, JA. **I**.
- MORIMOTO (R.). Sekinomiya, Yaga mura. *Hyogokeu*, JA.
- MORISHITA (M.). Kyushu University, Fac. Sc. *Fukuoka*, JA.
- MORLEY (D. W.). 14 Downshire Hill. *Hampstead N. W. 3*, GB. **F**.
- MOURE (C. M. F.). Dr., Museu Paranaense. *Curitiba*, Parana, BR, **Ap**.
- MUIR (D.). Dr., Depart. of Zoology, The University. *Glasgow W. 2*, GB. **F**.

## N

- NOGUEIRA (N. P.). Dr. Av. Cidade Jardim 264, *São Paulo*, BR. **Ap**.
- NOIROT (C.). Chef de travaux, Laboratoire de Psychophysiologie, 1, rue Victor-Cousin, *Paris-V<sup>e</sup>*, FR. **I**.

## O

- OGUSI (R.). Zool. Inst., Fac. Sc., Kyoto University. *Kyoto*, JA. **Ap**.
- O'ROURKE (F. J.). Med. entomologist, Division of Entomology, Depart. of Agriculture. *Ottawa*, CA.

## P

- PAIN (J.). Laboratoire de Recherches apicoles. *Bures-sur-Yvette* (Seine-et-Oise), FR. **Ap.**
- PALM (N. B.). Prof., Zoologische Institut, University. *Lund*, SW. **I. S.**
- PARDI (L.). Dr., Istituto di Zoologia, Università. Via Volta 4, *Pisa*, IT. **V.**
- PASQUIER (R.). Prof., Institut Agricole d'Algérie. Maison Carrée, *Alger* (Algérie), FR. **Ac.**
- PAULIAN (R.). Dr., Institut de Recherches scientifiques de Madagascar. B. P. 434, *Tananarive* (Madagascar), FR. **I. S.**
- PAVAN (M.). Dr., Istituto di Anatomia comparata, Università. *Pavia*, IT. **F.**
- PESSON (P.). Prof., Institut National Agronomique. 16, rue Claude-Bernard, *Paris-Ve*, FR. **I. S.**
- PICKENS (A. L.). Prof., Queens College. *Charlotte* 7, North Carolina, U. S. A. **I.**
- POOLE (T. B.). 19 Lynton Avenue, Toller Lane, *Bradford*, Yorks. GB. **Ap.**

## Q

- QUÉNU (C.). Laboratoire d'Évolution. 105, boulevard Raspail, *Paris-VIe*, FR. **Ap.**

## R

- RABAUD (E.). Prof., Laboratoire de Biologie expérimentale, Faculté des Sciences. 1, rue Victor-Cousin, *Paris-Ve*, FR. **P. S.**
- RAIGNIER (S.-J.). Prof. 11, rue des Récollets, *Louvain*, BE. **F.**
- RAMBIER (A.). Laboratoire de Faunistique, I. N. R. A., École Nationale d'Agriculture. *Montpellier* (Hérault), FR. **Ac.**
- RAMIREZ (G. C.). Serviço Defesa agrícola, Secretaria de Agricultura. *Porto Alegre*, R. G. S., BR. **I. S.**
- REICHENSPERGER (A.). Prof., Zoologisches Institut. Buschstr. 22, *Bonn/Rhein*, DE. **My.** et **Te.**
- REMAUDIÈRE (G.). Institut Pasteur. 28, rue du Docteur-Roux, *Paris-XVe*, FR. **Ac.**
- RETTENMEYER (C.). 64 Wilcox Avenue, *Meriden*, Connecticut, U. S. A.
- RHEIN von (W.). Dr., Lehr und Forschungsanstalt f. Wein-Obst und Gartenbau. *Geisenheim/Rhein*, DE. **Ap.** et **I. S.**
- RICHARD (G.). Chef de travaux, Laboratoire de Biologie animale, S. P. C. N. 12, rue Cuvier, *Paris-Ve*, FR. **I.** et **I. S.**
- RICHARDS (O. W.). Depart. of Zoology, Imperial College of Technology. Prince Consort Road, *London S. W. 7*, GB. **F.**
- ROEDER (K.). Dr., Tufts College. *Bedford*, Massachusetts, U. S. A.
- RÖSZLER (P.). Prof., Forschungsstelle f. erdelos Pflanzenzucht. *Muggensturm/Baden*, DE. **F.**
- ROUBAUD (C.). Prof., Institut Pasteur. 96, rue Falguière, *Paris-XVe*, FR. **Ap.** et **P. S.**
- ROZIÈRES (E.). 68, avenue de Clichy, *Paris-XVIIe*, FR. **Ap.**
- RUSSO (G.). Dr., Istituto di Entomologia Agraria, Università. *Portici*, IT. **P. S.**

## S

- SAKAGAMI (S.). Zool. Inst., Fac. Sc., Hokkaido University. *Sapporo*, JA. **Ap.**
- SALFI (M.). Dr., Istituto di Zoologia, Università. *Napoli*, IT. **I. S.**
- SCHALLER (F.). Assistant, Laboratoire de Biologie générale, Faculté des Sciences. *Strasbourg* (Bas-Rhin), FR. **Ap.**



- SCHMIDT (H.). Dr., Bundesanstalt f. Forst und Holzwirtschaft. *Wentorf bei Reinbek* (Bez. Hamburg), DE. **I**.
- SCHMITZ (PATER H.). Dr., Aloisiuskolleg, Museum Wasmannianum. *Elisabethst. 18, Bad Godesberg*, DE. **My.** et **Te.**
- SCHNEIRLA (T. C.). Prof., Depart. of Behaviour, American Museum of Nat. Hist. 79th. Street, Central Park West, *New York 24*, N. W., U. S. A. **F**.
- SCHOTT (T.). Stud. mag. Dronninggards Allé 50, *Holte*, DA. **Ap.**
- SCHUA (L.). Dr., Zoologisches Institut der Universität München. *Luisenstr. 14, München 2*, DE. **Ap.**
- SCHULZ (E.). Dr., Institut f. Bienenkunde, Abteilung des Instituts f. Tierzüchtung und Haustiergenetik. *Lenze Allee 86, Berlin-Dahlem*, DE. **Ap.**
- SCHWARZ (H.). Depart. of Insects and Spiders, American museum of Nat. Hist. 79th. Street, Central Park West, *New York 24*, N. W., U. S. A. **Ap.** et **P. S.**
- SEEVERS (C. H.). Dr., Roosevelt College. 430 S. Michigan avenue, *Chicago 2*, Illinois, U. S. A.
- SHAPLEY (F.). Dr., Harvard College Observatory. *Cambridge*, Massachusetts, U. S. A.
- SHIBUYA (K.). Kyoto University, Fac. Sc. Zool. Laboratory. *Kyoto*, JA.
- SHIDA (T.). Anatomical Inst., Tokyo medical Fac. *Tokyo*, JA.
- SIMEONE (J. B.). Dr., New York State College of Forestry. *Syracuse*, N. Y., U. S. A.
- SPRINGHETTI (A.). Dr., Istituto di Zoologia « L. Spallanzani ». *Pavia*, IT. **I**.
- SOULARD (R.). « Soumayon », *Sausset-les-Pins* (Bouches-du-Rhône), FR. **Ap.**
- SOULIÉ (J.). Faculté des Sciences. Allées Saint-Michel, *Toulouse* (Haute-Garonne), FR. **Ap.**
- STAMMER (H. J.). Prof., Zoologisches Institut. Universitätsstr. 18, *Erlangen*, DE. **I. S.**
- STELLA (E.). Istituto di Zoologia, Università. Via Regina Margherita 306, *Roma*, IT.
- STUMPER (R.). Ingénieur chimiste. 94, rue du Fossé, *Esch-sur-Alzesse*. LU. **F**.
- STUTE (K.). Dr., Bundesforschungsanstalt f. Kleintierzucht. Dörnbergstrasse 25/27, *Celle* (20 a), DE. **Ap.**

## T

- TACCHINI (I.). Dr., Sale Marasino, *Brescia*, IT. **I**.
- TAKAMATSU (Y.). Zool. Institut, Nagoya metropolitan University. *Nagoya*, JA.
- THORPE (W. H.). Prof., Zoological laboratory. Downing Street, *Cambridge*, GB.
- TOUMANOFF (C.). Dr., 8, avenue de la Porte-de-Châtillon, *Paris-XIV<sup>e</sup>*, FR. **Ap.**
- TRABERT (PATER C.). Institut f. Angewandte Zoologie der Universität. Röntgenring 10, *Würzburg*, DE. **F**.

## U

- UCHIDA (T.). Zool. Inst., Fac. Sc., Hokkaido University. *Sapporo*, JA. **Ap.**
- ULRICH (W.). Dir. Zoologisches Institut der Freien Universität Berlin. Königin Luisenstr. 1-3, *Berlin-Dahlem*, DE, **Ap.** et **I**.

## V

- VALENTINI (S.). Prof., Lycée Carnot. 56, boulevard Vauban, *Tunis*, FR. **F**.
- VANDEL (A.). Prof., Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences. *Toulouse* (Haute-Garonne), FR. **F**.

- VARANI (A.). Dr., Istituto di Zoologia « L. Spallanzani ». *Pavia*, IT. **I.**  
 VAYSSIÈRE (P.). Prof., Laboratoire d'Entomologie agricole coloniale, Muséum.  
 57, rue Cuvier, *Paris-Ve*, FR. **Ac.**  
 VECCHI (A.). Dr., Istituto di Zoocultura, Università. Via San Giacomo 8, *Bologna*,  
 IT. **F.**  
 VENTURI (V.). Dr., Istituto di Entomologia Agraria, Università. *Pisa*, IT. **F.**  
 VERGÉ (J.). Ingénieur, Station de Recherches apicoles. *Bures-sur-Yvette* (Seine-  
 et-Oise), FR. **Ap.**  
 VERNALHA (M.). Caixa Postal 7119, *São Paulo*, BR.

## W

- WAHL (O.). Prof., Lehr. und Versuchsanstalt f. Bienenzucht und Seidenbau.  
 Wilhem-Roser str. 25, *Marburg/Lahn*, DE. **Ap.**  
 WEIDNER (H.). Dr., Zool. Staatsinstitut und Zoologisches Museum Hamburg.  
 Jungiusstr. 6, *Hamburg 36*, DE. **I.**  
 WEIR (J.). Depart. of Zoology, The University. *Glasgow W. 2*, GB. **F.**  
 WELLENSTEIN (G.). Dr., Forstschutzstelle Südwest. *Ringingen bei Ulm/Donau*,  
 DE. **F.**  
 WEYER (F.). Prof., Bernhard Nocht-Institut f. Schiffs und Tropenkrankheiten,  
 Tropeninstitut. *Hamburg 4*, DE. **F.** et **I.**  
 WHELDEN (R. M.) Dr., Haskins laboratory, Union College. Schenectady 8, *New*  
*York*, U. S. A.  
 WING (M. W.). Dr., Box 5425, *Raleigh*, North Carolina, U. S. A.  
 WOHLFAHRT (TH. A.). Prof., Zoologische Institut der Universität Würzburg.  
 Röntgenring 10, *Würzburg*, DE. **F.**  
 WOLF (H.). Cappel 138, *Marburg/Lahn*, DE. **F.**

## X

## Y

- YASUMATSU (K.). Entomological Inst. Agri. Fac., Kyushu University. *Fukuoka*,  
 JA. **Ap.**  
 YOSHIKAWA (K.). Biol. Inst., Fac. Sc. Osaka Metropolitan University. *Osaka*,  
 JA. **V.**

## Z

- ZOLOTAREVSKY (B.). Dr., 9, impasse des Acacias, *Le Perreux* (Seine), FR. **Ac.**  
 ZWOLFER (W.). Prof., Institut f. angewandte Zoologie. Amalienstr. 52, *Mün-*  
*chen 13*, DE. **P. S.**

*Liste alphabétique des collectivités membres de l'U. I. E. I. S.*

1. **American Museum of Nat. Hist., library**, Central Park West at 79th., *New-*  
*York 24*, U. S. A.
2. **Argus de la Presse**, 37, rue Bergère, *Paris-IXe*.
3. **Bibliothèque du Laboratoire d'Évolution**, 105, boulevard Raspail, *Paris-VIe*.
4. **Bibliothèque nationale**, Régie du dépôt légal des périodiques, rue Richelieu,  
*Paris*.
5. **Bibliothèque de la Station Biologique des Eyzies**, *Les Eyzies* (Dordogne), France.
6. **Bibliothèque de l'Université**, *Lund*, Suède.

7. **Brooklyn College library**, Bedford avenue and avenue H, Brooklyn, *New-York*, U. S. A.
  8. **Flory Jean**, bibliothécaire, 13, rue de Bucci, *Paris-VI<sup>e</sup>*.
  9. **Harvard University library**, *Cambridge*, Massachusetts, U. S. A.
  10. **Harvard Tilton memorial library**, Audubon Place and Freret Street, *New Orleans*, Louisiana, U. S. A.
  11. **Institut Pyrénéen du Miel**, *Ossun* (Hautes-Pyrénées), France.
  12. **Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique**, Entomologie, 31, rue Vautier, *Bruxelles*.
  13. **Library Department of agriculture**, University of Minnesota, University Farm, *Saint-Paul*, Minnesota, U. S. A.
  14. **Library, Oregon state College**, *Corvallis*, Oregon, U. S. A.
  15. **Martinus Nijoff**, Lange Voorhout 9, *La Haye*, Pays-Bas.
  16. **National Institutes of Health, library**, *Bethesda*, Maryland, U. S. A.
  17. **Ohio State University, library**, *Columbus 17*, Ohio, U. S. A.
  18. **Periodical division, University of Illinois, library**, *Urbana*, Illinois, U. S. A.
  19. **Swets Zeitlinger**, Keizersgracht 471, *Amsterdam C*, Pays-Bas.
  20. **The Bee Research Association**, 55 Newland, *Hull*, York, G. B.
  21. **Tulane University library**, *New Orleans*, Louisiana, U. S. A.
  22. **University of Kansas, Periodical Depart. library**, *Lawrence*, Kansas, U. S. A.
  23. **University of Minnesota, library**, *Minneapolis*, Minnesota, U. S. A.
  24. **University of Wisconsin, Biological library**, *Madison*, Wisconsin, U. S. A.
-

## DEUXIÈME RÉUNION DU COMITÉ DIRECTEUR DE L'U. I. E. I. S., COPENHAGUE, 10 AOÛT 1953

La précédente réunion du comité directeur de l'Union avait eu lieu en juin 1952, à Paris, lors du symposium de la section française.

On avait alors créé un organisme administratif provisoire (M. GRASSÉ, président ; M. RICHARD, secrétaire ; M<sup>lle</sup> CLÉMENT, trésorière), qui avait été chargé :

- 1° d'organiser l'Union et d'essayer d'élargir son influence ;
- 2° de préparer un comité directeur qui s'occuperait des statuts, en particulier ;
- 3° de jeter les bases d'un bulletin définitif qui remplacerait le bulletin français.

Le secrétariat s'est trouvé dans l'impossibilité de réunir le Comité directeur en janvier 1953, comme cela avait été prévu d'abord. La réunion s'est tenue le 10 août 1953, au Laboratoire de M. CHRISTENSEN, à Copenhague.

*Étaient présents à cette réunion :*

MM. CHRISTENSEN (Danemark), GÖSSWALD (Allemagne), GRASSÉ (France), JUCCI (Italie), SCHMITZ (Allemagne), RICHARD (France, secrétaire).

MM. RAIGNIER (Bénélux) et SCHNEIRLA (U. S. A), empêchés de venir au Congrès de Zoologie, avaient transmis au secrétaire, par lettre, les desiderata de leurs sections.

M. BRIAN (Grande-Bretagne) s'était fait représenter par M. SMITH, qui n'a pu assister à la réunion du 10.

L'Académicien PAVLOVSKY (U. R. S. S.), empêché, n'a pu être présent à la réunion du 10, mais il a manifesté le désir d'être tenu au courant de l'activité de l'Union, et il étudiera les possibilités de créer une section soviétique.

M. UCHIDA (Japon), empêché lui aussi, a communiqué la liste de tous les chercheurs japonais intéressés par l'Union. La section japonaise est en voie de constitution.

### *I. — Vie de l'union.*

Le secrétariat général a essayé de maintenir des contacts étroits avec les présidents des sections nationales. En principe, aucune décision impor-



tante n'a été prise sans accord préalable des présidents (question du Bulletin, par exemple).

Actuellement, il existe :

— une *section allemande* (président, professeur GÖSSWALD ; secrétaire, Dr KLOFT), à laquelle se rattachent les entomologistes suisses. Très active, elle groupe une soixantaine de membres et a tenu deux symposia (octobre 1952 et août 1953) ;

— une *section danoise* (président, professeur CHRISTENSEN), comprenant sept membres. Le professeur CHRISTENSEN essayera de constituer une section scandinave groupant tous les entomologistes intéressés par l'Union dans les pays scandinaves ;

— une *section française* (président, professeur GRASSÉ ; secrétaire, Dr RICHARD), qui supporte la charge de coordonner les travaux de l'Union ; elle compte une cinquantaine de membres ; elle a tenu un symposium en juin 1952 et se réunit régulièrement ;

— une *section italienne* (président, professeur JUCCI ; secrétaire, Dr SPRINGHETTI), qui groupe une quarantaine de membres ;

— une *section nord-américaine* (président, professeur SCHNEIRLA), qui groupe une soixantaine de membres ; elle a tenu un symposium en décembre 1952 ;

— le *Bénélux* a demandé à être rattaché à la section française, mais il conserve un secrétaire : le père RAIGNIER ;

— les chercheurs britanniques ont également demandé à être rattachés individuellement à la section française, mais ceci n'a qu'un caractère provisoire. MM. BRIAN et CARTHY s'occupent de constituer une section autonome ;

— plusieurs chercheurs isolés ont aussi demandé à être rattachés provisoirement à la section française ; c'est le cas, en particulier, des chercheurs d'Afrique du Sud, d'Israël, de Malte et de Suède.

Actuellement, M. ARAUJO s'emploie à constituer une section brésilienne. M. IWATA a créé une section japonaise. M. l'académicien PAVLOVSKY a promis d'étudier les possibilités de fonder une section soviétique.

Il reste encore beaucoup à faire pour que l'Union soit vraiment internationale, mais nous ne désespérons pas d'élargir chaque année son recrutement.

Le secrétaire rappelle que les frais de correspondance ou autres entraînés par l'activité de l'Union doivent être couverts par la cotisation de 1 dollar demandée annuellement à chaque membre. Il désire que les pays qui n'ont pas effectué leur versement pour 1953 le fassent le plus rapidement possible, au moyen d'un chèque bancaire tiré soit au nom de la trésorière, M<sup>lle</sup> CLÉMENT, soit au nom du secrétaire, M. RICHARD. (Les U. S. A., la Suisse, le Danemark, la France et quelques chercheurs isolés sont les seuls à avoir actuellement versé leurs cotisations pour 1953.)

## II. — Carte de membre.

Après une discussion à laquelle participent tous les présents, il est décidé que le secrétariat fera étudier une carte de membre comportant les indications suivantes : nom, prénom, titre, spécialité, adresse.

Cette carte sera trilingue (allemand, anglais, français); elle comportera la place pour trois signatures : celle du président de l'Union, celle du président national, celle du titulaire de la carte.

On réservera au verso un certain nombre de cases qui seront remplies annuellement par le président de section nationale, seul habilité à distribuer ces cartes dans son pays.

Chaque carte, établie pour un membre, aura son double à Paris dans le fichier déposé au secrétariat général, 105, boulevard Raspail.

A la demande unanime, le secrétaire établira, dès que possible, une liste alphabétique complète des membres de l'Union qui paraîtra dans le premier bulletin de 1954. Cette liste, remise à jour, sera publiée dans le premier bulletin de chaque année. Le secrétaire insiste pour que tous les secrétaires nationaux lui communiquent chaque année au mois de novembre la liste exacte des membres de leur section, afin que le fichier central soit toujours à même de fournir une liste complète et exacte.

## III. — Statuts généraux de l'union.

On trouvera ci-après le texte des statuts généraux tels qu'ils ont été adoptés à l'unanimité des présents.

## IV. — Bulletin international.

Comme l'avait demandé le comité directeur de 1952, le *Bulletin de la Section française* a continué de vivre. Les quatre numéros du tome I sont parus.

Après échanges de lettres avec les présidents de sections nationales, il semble possible d'entreprendre la publication d'un bulletin plus important, dont le premier fascicule pourrait paraître en janvier 1954.

Ce bulletin comprendrait un *minimum* de 320 pages annuelles, dont 40 consacrées aux nouvelles de l'Union. Actuellement les notes ou mémoires insérés ne devraient pas dépasser 40 pages imprimées, avec des figures au trait. Le bulletin serait autorisé à publier des mémoires plus étendus, à condition que les auteurs consentent à payer l'impression des pages supplémentaires. Les notes, écrites en allemand, anglais, français, italien, russe, etc., seraient *transmises au secrétariat par les présidents nationaux et sous leur responsabilité*. Elles comporteraient obligatoirement deux résumés en langues différentes de celle de la note.

Le budget de ce bulletin, édité par la Librairie Masson, est évalué à

environ un million de francs (= 2 860 dollars environ) par an, couverts par des abonnements et des subventions.

Il est évident que la cotisation de membre de l'Union (1 dollar) ne peut couvrir les frais d'impression de ce bulletin. En conséquence, il est décidé que l'abonnement au bulletin sera distinct de la cotisation de membre. Plusieurs présidents font remarquer que des chercheurs se trouveront dans l'impossibilité de souscrire un abonnement, et pourtant ils seraient intéressés par la vie de l'Union. En conséquence, on retient la possibilité de faire des tirés à part de la partie du bulletin propre à la vie de l'Union, qui seraient distribués gratuitement à tous ceux qui acquitteraient leur cotisation annuelle.

Le secrétaire présente une maquette typographique et une maquette de couverture. Les présents donnent mandat à la section française de mener à bien les dernières tractations avec la Librairie Masson.

Il est décidé que, dans toute la mesure du possible, le premier numéro paraîtra en janvier 1954, avec, au sommaire, outre les nouvelles de l'Union :

— Essai d'une analyse causale du comportement agressif des ouvrières d'Abeilles, par J. LECOMTE (France) ;

— La « substance de fécondité » dans le développement des ovaires des ouvrières d'Abeilles, par J. PAIN (France) ;

— Remarks on the internal phylogeny and subfamily classification of the family *Formicidæ*, par W. L. BROWN (U. S. A.) ;

— Note on the exchange of ingluvial food in the genus *Myrmecia*, par C. A. HASKIN et R. M. WHELDEN (U. S. A.) ;

— A new interpretation of the frequency curves associated with ant polymorphism, par E. O. WILSON (U. S. A.) ;

— Intra specific problems in the taxonomy of Insect caste, par A. L. PICKENS (U. S. A.).

— Ueber den Einfluss der Königin auf die Arbeiterinnen, par K. BIER (Allemagne).

Pour que des divers fascicules du bulletin puissent paraître régulièrement, il est absolument nécessaire que les manuscrits parviennent rapidement au secrétaire. *Les présidents des sections sont donc priés d'adresser dès maintenant les manuscrits qui seront imprimés dans les numéros 2 et 3 du bulletin.* Le secrétariat fournira deux épreuves imprimées successives aux auteurs, qui seront priés de les renvoyer le plus rapidement possible après correction. Toute note qui ne sera pas parvenue corrigée au secrétariat dans le délai imparti ne sera publiée que dans le numéro suivant du bulletin. Chaque auteur aura droit à cinquante tirés à part gratuits ; les exemplaires en supplément seront à ses frais.

#### V. — Prochain symposium international.

Bien qu'aucun des membres présents ne sache de façon précise quels seront le lieu et la date du prochain Congrès international d'Entomologie,

il est décidé qu'une assemblée générale de l'Union se tiendra durant ce Congrès. De plus, un symposium international aura lieu à Wurzburg en 1954 si le Congrès d'Entomologie a lieu en 1955; en 1955, si ce Congrès a lieu en 1954. Les dates exactes et les programmes seront communiqués par la voie du bulletin dès que possible et après consultation des sections nationales.

## VI. — Questions diverses.

De nombreux membres de l'Union seraient intéressés par l'obtention de tirés à part d'autres auteurs. Le secrétariat général va s'efforcer, dans les plus brefs délais, de créer un service de microfilms qui permettra d'envoyer des copies des textes désirés à tous ceux qui en feront la demande, suivant un tarif à fixer.

Pour cela, le secrétariat envisage de constituer une bibliothèque de tirés à part de l'Union. *Le secrétaire prie tous les auteurs de lui adresser, pour cette bibliothèque, un tiré à part de chacune de leurs notes*, afin de faciliter les échanges. Dès que le service sera en mesure de fonctionner, les présidents de sections nationales seront avertis.

---



# STATUTS DE L'UNION INTERNATIONALE POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX

## I. — TITRE ET OBJET DE L'UNION.

*Article premier.* — Il est fondé entre les adhérents aux présents statuts une association ayant pour titre : « Union internationale pour l'Étude des Insectes sociaux ».

*Art. 2.* — Cette association a pour but de grouper tous les chercheurs qui s'intéressent aux Insectes sociaux (Hyménoptères, Isoptères, Orthoptères ou autres) dans quelque discipline que ce soit (morphologie, anatomie, comportement, etc.). Elle doit :

- faciliter les échanges de tirés à part et de matériel ;
- permettre de développer les contacts entre scientifiques de divers pays ;
- contribuer à l'organisation de symposia ;
- relier ses membres par la publication d'un bulletin organe officiel de l'Union.

## II. — MEMBRES.

*Art. 3.* — L'association se compose uniquement de membres actifs. Les membres d'une même nationalité sont groupés dans une section nationale qui se donne les statuts de son choix dans le cadre des statuts généraux.

Les personnes morales légalement constituées peuvent être membres de l'Union.

## III. — ADMINISTRATION DE L'UNION.

*Art. 4.* — L'Union se réunit en assemblée générale ordinaire, en principe tous les cinq ans, et de préférence à l'occasion du Congrès international d'Entomologie. L'assemblée générale a tous pouvoirs de décision dans tous les domaines.

*Art. 5.* — Dans l'intervalle des réunions de l'assemblée générale, un comité directeur responsable devant l'assemblée générale dirige les travaux de l'Union.

Ce comité directeur est composé de tous les présidents de sections nationales, et il est présidé par le président d'honneur. Il se réunit en principe tous les ans.

*Art. 6.* — Les décisions de l'assemblée générale et du comité directeur sont exécutées par un bureau composé au moins d'un président, d'un secrétaire général et d'un trésorier. Les membres du bureau sont élus pour cinq ans par l'assemblée générale sur propositions des sections nationales. Ils sont rééligibles. Ils sont responsables devant le comité directeur et l'assemblée générale.

## IV. — SECTIONS NATIONALES.

*Art. 7.* — Les sections nationales se donnent les statuts de leur choix. Elles ont pour mission de grouper les personnes s'intéressant, sous une forme ou une autre, aux Insectes sociaux et de promouvoir les recherches concernant ceux-ci dans chaque pays. Elles doivent servir de lien entre l'Union internationale et les divers organismes ou périodiques scientifiques nationaux.

*Art. 8.* — Les sections nationales sont administrées par un bureau composé au moins d'un président, d'un secrétaire général et d'un trésorier.

*Art. 9.* — Le secrétaire national doit entrer en rapport avec le secrétaire général de l'Union pour lui fournir toute documentation utile sur la vie de sa section et pour appliquer les décisions prises sur le plan international.

*Art. 10.* — Le trésorier national collecte les cotisations des membres de sa section et les transmet chaque année au trésorier général.

#### V. — COTISATIONS.

*Art. 11.* — La cotisation de membre de l'Union est fixée à 1 dollar par an. Elle peut être modifiée par le comité directeur unanime ou par l'assemblée générale à la majorité des deux tiers.

Cette cotisation doit couvrir les frais généraux de fonctionnement de l'Union. Elle donne droit à l'envoi de la deuxième partie du bulletin (nouvelles, références, etc...). A cette cotisation générale s'ajoute une cotisation nationale fixée par chaque section.

*Art. 12.* — Le trésorier doit présenter un rapport financier à chaque réunion du comité directeur ou de l'assemblée générale.

#### VI. — BULLETIN.

*Art. 13.* — Le lien matériel entre les membres de l'Union est constitué par un bulletin scientifique dont le titre est : *Insectes sociaux*.

*Art. 14.* — Ce bulletin se compose de deux parties :

1° Notes ou mémoires originaux, ou revues concernant les grands problèmes relatifs aux Insectes sociaux ;

2° Nouvelles de l'Union, comprenant une liste des membres de l'Union, des listes de travaux accompagnées d'une courte analyse, des informations sur la vie des sections nationales, etc...

*Art. 15.* — Le bulletin est publié sous la responsabilité d'un secrétaire élu par l'assemblée générale et responsable devant un comité de rédaction élu par le comité directeur de l'Union.

La charge de secrétaire du bulletin peut être cumulée avec une autre charge dans l'Union.

*Art. 16.* — Le prix de vente du bulletin (deux parties) est fixé par le comité de direction sur proposition motivée du comité de rédaction.

*Art. 17.* — La cotisation de membre de l'Union ne comporte que le service de la deuxième partie de bulletin. Le service des deux parties est réservé à toute personne physique ou morale qui acquitte le montant de l'abonnement annuel.

MASSON ET C<sup>ie</sup>, ÉDITEURS,  
Librairie de l'Académie de Médecine,  
120, boul. Saint-Germain, Paris (VI<sup>e</sup>).  
Dépôt légal : N° 1885 1<sup>er</sup> trim. 1954.

MARCA REGISTRADA

Imprimé en France.

4391-1-54. — Imprimerie CRÊTÉ  
Corbeil-Essonnes (Seine-et-Oise).



## NOTE POUR LES AUTEURS

---

- 1° *Insectes sociaux* publie des mémoires originaux, des notes ou des revues concernant les problèmes relatifs aux insectes sociaux.
- 2° Les auteurs reçoivent gratuitement 50 tirés à part.
- 3° Les manuscrits doivent être adressés à l'un des membres du Comité de rédaction, qui les transmettra au secrétaire.
- 4° Les textes remis pour l'impression doivent être dactylographiés. Leur forme sera considérée comme définitive, et leur étendue ne pourra pas dépasser 20 pages dactylographiées \*, illustration comprise.
- 5° L'illustration des articles est libre. Toutefois le secrétaire se réserve le droit de demander la suppression des figures dont le nombre serait jugé excessif. Les figures au trait sont à la charge de la revue. Les planches, les photographies sont à la charge des auteurs, à l'exception de celles que le secrétaire jugerait pouvoir prendre au compte de la revue. Les documents doivent être fournis prêts à cliquer.
- 6° Les légendes des figures doivent être indépendantes des documents d'illustration.
- 7° Chaque article doit être accompagné d'un sommaire qui en résume les points essentiels. Il sera joint une traduction de ce sommaire en deux autres langues.
- 8° La disposition de la bibliographie doit être conforme aux règles suivantes de présentation :

Date. Nom (prénom). — Titre de l'article (titre du périodique. Année. Numéro du tome, pages de début et de fin de l'article).

- 9° Les épreuves sont adressées aux auteurs pour correction. Elles doivent être retournées SANS DÉLAI au secrétaire : G. Richard, 105, boulevard Raspail, Paris-VI<sup>e</sup> (France).

---

\* 28 lignes de 67 caractères par page.



